(AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG)

BEITRÄGE ZUR ANATOMIE UND BIOLOGIE DES CLAVIGER TESTACEUS PREYSSL

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

ERICH KRÜGER
AUS DIPPOLDISWALDE

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

MIT 33 FIGUREN IM TEXT UND TAFEL XI UND XIa

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftl. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren CHUN und PFEFFER.

Leipzig, den 6. November 1909

Der Procancellar
ROHN

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«.
Bd. XCV, Heft 2

MEINEN ELTERN

Inhalt.

Seite

Einleitung 327
Material und Methodik 329
Anatomisches 332
A. Drüsen 332
a. Myrmekophilendrüse I 332
b. Myrmekophilendrüse II 336
c. Myrmekophilendrüse III 337
d. Schmierdrüsen 338
B. Mundwerkzeuge 340
C. Darmkanal 346
D. Geschlechtsapparat 360
a. Männchen 360
b. Weibchen 367
Biologisches 371
Literatur 376
Erklärung der Abbildungen 380

Einleitung.

Als I. P. W. Müller den Keulenkäfer, der schon 1790 von Preyssler beschrieben worden war, in seinem Studierzimmer genau beobachtete, war er überaus erstaunt über sein sonderbares Verhalten und mehr noch über das der Ameisen, bei denen er lebt. In einer ausführlichen Beschreibung (1818) berichtet er über seine Beobachtungen, die von neueren Beobachtern im wesentlichen bestätigt werden (Wasmann 1887, 1891, Hetschko 1896, Schmitz 1908). Müller sah, »daß so oft eine Ameise einem Keulenkäfer begegnete, sie ihn mit den Fühlern sanft betastete und liebkoste und ihn, während er dies mit seinen Fühlern erwiderte, mit sichtbarer Begierde auf dem Rücken beleckte. Die Stellen, wo dieses geschah, waren jedesmal zuerst die am äußeren Hinterwinkel der Deckschilde emporstehenden gelben Haarbüschel. Die Ameise öffnete ihre großen Freßzangen sehr weit und saugte alsdann vermittels der Maxillen, der Lippe und den weit vorgestreckten Tastern den ganz in den Mund genommenen Haarbüschel mehrere Male mit großer Heftigkeit aus, indem sie ihn wiederholt durch den Mund zog; beleckte sodann auch noch die ganze Vorderfläche des Oberleibes, besonders die daselbst befindliche große Grube. Diese Operation wurde ungefähr alle 8—10 Minuten bald von dieser, bald von einer andern Ameise wiederholt, ja, oft mehrmals hintereinander an dem nämlichen Käfer, wenn er nämlich mehreren Ameisen nacheinander begegnete; doch wurde er im letzten Falle nach kurzer Untersuchung sogleich freigelassen. Jetzt wurde es mir auf einmal klar, warum

die Ameisen diesen Käfer so ungestört unter sich wohnen lassen. Sie erhalten nämlich von ihm einen köstlichen Leckerbissen, den sie mit der größten Begierde aufsuchen« (S. 95). MÜLLER lenkte seine Aufmerksamkeit in erhöhtem Maße auf die Tiere, als er bemerkte, »daß sie von den Ameisen, und zwar im eigentlichen Sinne des Wortes, gefüttert werden« (S. 96). Bei seinen eifrigen Beobachtungen konnte es ihm nicht entgehen, daß die Käfer im Falle der Gefahr von den Wirtsameisen gleich der eignen Brut gerettet werden, und es ist ganz im Geiste der anthropomorphen Tierpsychologie seiner Zeit, wenn er schreibt: »So groß auch immer die Liebe und Sorgfalt der Ameisen gegen ihre Brut ist, so scheint doch ihre Zärtlichkeit gegen die Keulenkäfer nicht minder groß zu sein. Es ist in der Tat rührend zu sehen, wie sie die letzteren auch dann, wenn keine Nahrung in ihrem Haarbüschel vorhanden ist, öfters im Vorbeilaufen mit den Fühlern streicheln und liebkosen. Man glaubt nicht verschiedene Insektengattungen, sondern Glieder ein und derselben Familie vor sich zu sehen, oder eigentlich in den Keulenkäfern eine Kinderfamilie zu erblicken, die sorglos und zutraulich in den Wohnungen der Eltern lebt, von ihnen Nahrung und Pflege erhält und sie ohne Umstände jedesmal darum anspricht, wenn das Bedürfnis sie treibt.«

So kommt MÜLLER zu dem Schluß, daß die *Claviger* infolge ihrer Abhängigkeit von den Ameisen nur in den Nestern derselben leben können, und versucht daraus den Mangel der Augen bei dem Käfer zu erklären! »Eine weise Natureinrichtung kann sie diesen stets im Dunkel lebenden, das Licht des Tages vielleicht nie erblickenden Geschöpfen als überflüssig versagt, und ihnen dagegen in ihren auf ganz eigne Weise gebauten starken Fühlern einen desto geschärfteren Geruchs- und Gefühlssinn der jenen des Gesichts hinlänglich bei ihnen ersetzt, gegeben haben.« Diese Betrachtung MÜLLERS ist zugleich der erste Versuch, zwischen Lebensweise und anatomischer Beschaffenheit des *Claviger testaceus* eine Beziehung festzustellen. Freilich ist es nicht die wichtigste, denn Umbildungen der Augen finden wir ja in den verschiedensten Tierklassen. Wir können vielmehr vermuten, daß sich bei dem Käfer noch andre interessante anatomische Eigentümlichkeiten finden lassen werden. Wie erwähnt, wird er beleckt — er muß also Drüsen besitzen, die ein Secret produzieren —, er wird aber auch gefüttert, was vielleicht eine Umbildung im Verlauf des Darmtractus bedingt hat. Den Drüsen wandte schon WASMANN (1903) seine Aufmerksamkeit zu, und widmete ihnen im Rahmen einer größeren Arbeit einige Seiten. Da anzunehmen war, daß damit das interessante Gebiet nicht erschöpft sei, unterwarf

ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Prof. Dr. Chun, die Drüsen einer nochmaligen genauen Untersuchung und zog auch die Mundwerkzeuge und den Darmkanal in den Bereich meiner Betrachtungen. Um festzustellen, ob sich Umbildungen finden, wurden vielfach Vergleiche mit den nahe verwandten Pselaphiden angestellt. Interessante Einzelheiten am männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat gaben Veranlassung, auch diesen einer kurzen Darstellung zu würdigen.

Es drängt mich, den Herren, die mich bei dieser Arbeit freundlichst unterstützten, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Er gilt im besonderen Herrn Prof. Dr. Chun, der meine Arbeit stets mit Interesse verfolgte und Herrn Prof. Dr. zur Strassen, der mir mit vielseitigen und wertvollen Ratschlägen zur Seite stand. Dank schulde ich auch Herrn Privatdozent Dr. Steche, Leipzig, für manche fruchtbringende Anregung; Herrn Prof. Dr. Escherich, Tharandt, für die Überlassung von Präparaten und Herrn H. Schmitz, S. J. Maastricht, für die Übersendung von Material.

Material und Methodik.

Die nachfolgenden Untersuchungen wurden ausschließlich an *Claviger testaceus* Preyssl. angestellt, der in der weiteren Umgegend Leipzigs häufig zu finden ist. An sonnigen Tagen fand ich ihn in der Nähe von Grimma, bei Kösen unweit der Rudelsburg und vor allem am Salzigen See bei Eisleben. Mitte April konnte ich die ersten Exemplare konstatieren, im Mai und Juni sind am Salzigen See mit Sicherheit in jeder *Lasius flavus*-Kolonie mehrere Pärchen in Copula zu treffen. — Später werden sie wieder seltener, doch fand ich am 30. August 1908 noch eine kleine Ameisenkolonie mit vielen Larven, aus der ich 53 Exemplare herausholte, wobei mir auch noch eine ganze Anzahl entkam. Diese Beobachtung stimmt mit der von Hetschko (1896, S. 46) überein, der am 2. September in einer kleinen Kolonie, die ganz frisch ausgeschlüpfte, noch unausgefärbte Ameisen enthielt, 32 *Claviger* fing — vermutlich sammeln sich die *Claviger* in dieser Zeit, in der es weniger Larven gibt, in Kolonien, wo sie solche finden, da sie ihrer besonders bedürfen, wie später auseinandergesetzt werden soll. Während ich in andern Gegenden den *Claviger testaceus* nur bei *Lasius flavus* antraf, enthielten am See auch die *Lasius niger*-Kolonien sehr häufig diesen Gast — eine Kolonie brachte mir 25 Exemplare. Diese auffallende Erscheinung ist jedenfalls aus der großen Verbreitung, die der Käfer in jener Gegend hat, zu

erklären. — Die bei *C. testaceus* gewonnenen Resultate wurden an *C. longicornis* Müll. nachgeprüft. Dieser ungemein viel seltenere Käfer stand mir in sechs Exemplaren zur Verfügung: zwei erhielt ich von Herrn Schmitz, leider schon verendet, zwei fing ich am Salzigen See, wo sie mitten unter den vielen *C. testaceus* eine *L. umbratus*-Kolonie bewohnten, und zwei fand ich im Erzgebirge, ebenfalls bei *L. umbratus* — trotz eifrigen Suchens fehlten in dieser Gegend die *C. testaceus* gänzlich. Alle sechs Exemplare waren Männchen, so daß ich die Ergebnisse über den weiblichen Geschlechtsapparat nicht vergleichen konnte, doch vermute ich, daß sich keine bedeutenden Abweichungen ergeben werden, da in allen andern Punkten nur so geringe Unterschiede bestanden, daß ich sie füglich übergehen kann.

Um etwaige durch die Lebensweise bedingte Umbildungen bei *Claviger* zu konstatieren, wurden, wie schon erwähnt, seine nächsten Verwandten, die Pselaphiden, oft herangezogen, und zwar *P. Heisei*, *Bryaxis haematica* und *Euplectus nanus*, die sämtlich in Leipzigs nächster Nähe gefangen wurden.

Der dicke Chitinpanzer der Tiere bereitete der Konservierung und der Anfertigung von Schnittserien öfters Schwierigkeiten. Da sie überwintern (Hetschko 1896, S. 46), so konnte man selbst im Mai nicht immer auf frisch geschlüpfte Exemplare mit noch weichem Chitin rechnen, und es wurde daher folgende, allerdings etwas umständliche Methode angewendet, die aber die besten Resultate ergab: es wurde in Kollodium und Paraffin eingebettet, was eine leichte Orientierung der Schnitte ermöglichte, und dann das Objekt vor jedem Schnitt mit dem Mikrotommesser mit einer Schicht Mastixkollodium überzogen, das stark mit Äther verdünnt wurde, um das Trocknen zu beschleunigen — so gelang es mit Leichtigkeit Schnitte von 3 μ Dicke anzufertigen. Da die so behandelten Schnitte große Neigung zeigen, vom Objektträger wegzuschwimmen, empfiehlt es sich, diesen mit den daraufliegenden Schnitten mit Photoxylin zu überziehen; man verwende aber auch hier nur sehr stark verdünnte Lösung, da man sonst verschwommene Bilder erhält. Bevor man das Paraffin weglöst und die Schnitte wie gewöhnlich behandelt, müssen sie gut getrocknet sein.

Ein nicht geringeres Gewicht als auf die Untersuchung von Schnittserien wurde auf die Präparation unter der Lupe gelegt. Trotz der Kleinheit des Objekts erlangt man bald die genügende Übung, um Mundwerkzeuge und die einzelnen Organsysteme in toto zu präparieren. Am günstigsten ist es, die Tiere leicht mit Äther zu betäuben, mittels etwas Wachs in Präparierschälchen festzukleben und in physiologischer

Kochsalzlösung zu präparieren. Die Gewebe der in Alkohol gehärteten oder anders konservierten Tiere zerrissen überaus leicht, doch wurden auch diese präpariert und dann eingebettet, um die umständliche Mastix-Kollodiummethode zu umgehen. Konserviert wurde mit den beiden Flemmingschen Lösungen, mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Formol-Alkohol-Essigsäure (30 Teile Wasser, 15 Teile 96%igen Alkohol, 6 Teile Formol, 1 Teil Essigsäure). Da das Chitin sehr schwer von den Flüssigkeiten durchdrungen wurde, stach ich die zu konservierenden Tiere stets mit einer Nadel an oder schnitt mit einer feinen Schere Kopf oder letztes Abdominalsegment weg. Meist wurden die Tiere im Laboratorium konserviert, und es wurden dann die beiden letzten Methoden bei einer Erwärmung von 30 bis 50° C angewandt. Zur Untersuchung des Darmtractus machte es sich aber nötig, die Käfer sofort nach dem Fang zu konservieren, und es wurden dann auch mit dem nichterwärmten Formol-Alkohol-Essigsäuregemisch sehr gute Resultate erzielt. Die schönsten histologischen Details gab die Mischung Sublimat-Alkohol-Essigsäure; die von Freiling (1909) so störend empfundenen Zerreißungen und Dislokationen der Gewebe durch Bildung von Sublimatkristallen wurden vermieden, indem die Konservierungsflüssigkeit mit den Objekten während 3 Stunden auf etwa 50° C erhalten und diese dann in eine ebenfalls erwärmte Jodtinktur übergeführt wurden, in der sie 24 Stunden verblieben. Die beiden letzten Methoden konservierten alle Gewebe gleichmäßig schön und völlig zuverlässig. Nicht so die beiden Flemmingschen Lösungen, denen ich einige Details des Geschlechtsapparates und der Drüsen verdanke, übereinstimmend mit Gross (1907), der mit Flemming gute Bilder erhielt. Sehr mangelhaft ist aber stets der Mitteldarm konserviert (auch bei Faussek 1887 und Petrunkewitzsch 1900). Sehr zweckmäßig erwies sich für die Untersuchung der Drüsen eine vorsichtige Behandlung mit Eau de Javelle — die feinen chitinigen Ausführgänge, die sonst überaus schwer aufzufinden sind, treten bei Anwendung desselben mit größerer Deutlichkeit vor das Auge des Beschauers.

Gefärbt wurde mit Säurekarmin, Eosin, Hämatoxylin nach Delafield, Hämalaun und Hämatoxylin nach Heidenhain. Hat jede der Farben ihre besonderen Vorzüge, so benutzte ich doch zuletzt ausschließlich die letzten beiden als die günstigsten, und färbte mit Eosin nach, was die Übersichtlichkeit der Bilder bedeutend erhöhte.

Gleich an dieser Stelle sei noch angegeben, daß die Figuren, soweit es sich um Übersichtsbilder handelt, mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen wurden bei Oc. 4, Obj. 3, Leitz. Für die Figuren auf den Tafeln finden sich die Vergrößerungen unter der Tafelerklärung.

Anatomisches.

A. Drüsen.

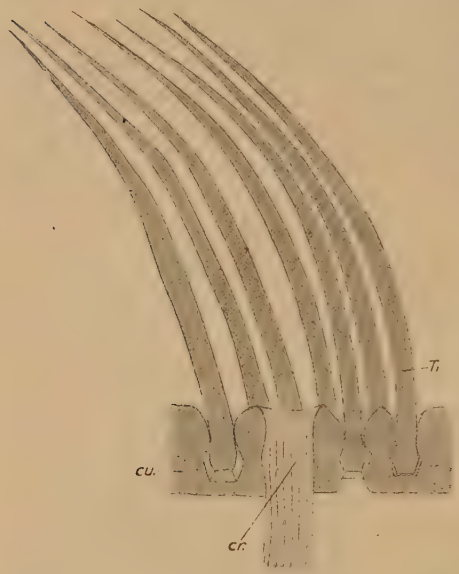
a. Myrmekophilendrüse I. In der Literatur findet sich bisher über die Anatomie des *C. testaceus* eine einzige Angabe, und es scheint mir am zweckmäßigsten zu sein, diese zum Ausgangspunkt der folgenden Besprechungen zu machen. Wasmann (1903), dessen Angaben einiger Berichtigungen bedürfen, unterscheidet von dem eigentlichen Fettgewebe »ein eigentümliches Hautdrüsengewebe als spezielles Exsudatgewebe in den Seiten und von dort gegen die Mitte der Hinterleibsbasis«. Auf Querschnitten und noch besser auf Längsschnitten findet man mit Leichtigkeit diese überraschend großen Drüsenzellen (Textfig. 1 *W.D.*), die eine flaschenförmige Gestalt haben. Es sind einzellige Drüsen, deren Plasma bei manchen Tieren gleichmäßig fein granuliert ist; bei andern enthält es kleine lichte Bläschen, die zuweilen so massenhaft auftreten, daß das körnige Protoplasma die Zelle nur noch in der Form feiner Stränge durchzieht. In all diesen verschiedenen Zuständen, die offenbar Stadien der Secretion bedeuten, erkennt man deutlich den Sammelkanal (Textfig. 1 und Taf. XI, Fig. 1 *Sk.*), der die Zelle fast in ihrer ganzen Länge durchzieht. Auf Wasmanns Abbildung (Fig. 5, S. 203) zeigt dieser Sammelkanal eine vielfache Verzweigung. Auf meinen Präparaten fand ich sie nie mit solcher Deutlichkeit, daß ich zu der Überzeugung gekommen wäre, es mit wirklicher Verzweigung zu tun zu haben — es schien mir vielmehr das in den Bläschen geronnene Secret diese Struktur vorzutäuschen. Die Sammelkanäle waren meist

Textfig. 1.

Seitlicher Längsschnitt durch das Abdomen mit drei verschiedenen Drüsen (*W.D*, *D.II* und *DIII*).

leer, wie sie auch Wasmann zeichnet. Nur bei wenigen Tieren waren sie mit einem Secret gefüllt, das sich mit Hämatoxylin sehr dunkel färbte. Wasmann sagt von diesen Drüsen: sie bilden »jederseits umfangreiche Drüsenbüschel, deren einzelne Zellen gruppenweise zu rosettenförmigen (oder halbrosettenförmigen) lobes sécréteurs oder Pseudoacini (Gilson 1889, Dierckx 1899) vereinigt sind. Die Zellen eines jeden *Lobus* haben ihr schmaleres Ende stets einem gemeinsamen Punkte (dem Mittelpunkte der Rosette) zugekehrt (vgl. Textfig. 1 und Taf. XI, Fig. 1). Von diesem Sammelpunkte aus ziehen die ausführenden Kanäle schräg nach oben und außen (dorsal-lateralwärts) gegen den gewulsteten Seitenrand der Hinterleibsbasis hin«. Soweit stimmen meine Befunde mit den seinen überein; wenn er aber annimmt, daß »die Drüsenkanälchen der einzelnen secernierenden Zellen eines jeden Pseudoacinus sich zu einem Sammelkanälchen vereinigen«, so kann ich ihm nicht beipflichten. Er führt eine Abbildung von Dierckx (Taf. II, Fig. 12) an, die ihm eine große Ähnlichkeit mit dem Drüsengewebe zu haben scheint, das er bei *Claviger* gefunden hat; sie zeigt eine größere Zahl von Drüsen des *Brachinus crepitans*, deren Ausfuhrkanälchen sich zu einem einzigen Sammelkanal vereinigen. Aus dem Vergleich mit diesem Bilde wird die Anschauung klar, die Wasmann von den Drüsen des *C. testaceus* gewonnen hat, die er aber weiter unten selbst anzweifelt, da ihm seine Präparate offenbar keine einwandfreien Bilder gegeben haben. Er tut das mit Recht, denn ich konnte feststellen, daß eine derartige Vereinigung der Drüsenkanälchen nicht stattfindet, sondern daß jedes Kanälchen selbständig bis zur Cuticula führt (Taf. XI, Fig. 1). Darum möchte ich die Bezeichnung »Pseudoacini« durch die treffendere »Drüsenbündel« ersetzen. Die Ausführgänge eines jeden Bündels legen sich ganz eng aneinander an, so daß man zu dem Eindruck kommt, als handle es sich um starke Stränge, wie es Taf. XI, Fig. 1 *A.G.* zeigt. Zwischen den Ausführkanälchen bemerkt man eine Anzahl langgestreckter Zellkerne, dieselben, die Wasmann bewogen haben, sich auf die Abbildung bei Dierckx zu beziehen und sie mit den Kernen der cellules épithéliales de revêtement interne du pseudoacinus zu vergleichen. Auf Querschnitten, die Wasmann zur Verfügung standen, kann man sich allerdings täuschen lassen, auf Längsschnitten erkennt man aber sicher, daß sie dem Plasmabelag des Ausführganges angehören. Etwas ähnliches findet Dahl (1885) bei *Saperda*: »Hier setzt sich die Drüse zusammen aus einer secernierenden Zelle und einer Zelle, deren Funktion es wohl sein dürfte, den chitinigen Ausführgang zu bilden. Wenigstens sieht man in dem Plasmaüberzuge des Chitinröhrenchs einen langgestreckten Kern.«

Die Cuticula wird von diesen Ausführungskanälchen in Form von Kribellen durchsetzt. Textfig. 2 zeigt ein solches aus der Region der seitlichen Exsudattrichome. Etwa $^2/_3$ der Cuticula durchlaufen die Kanälchen getrennt; dann münden sie in eine kleine Grube des Chitins. Aus Wasmanns etwas unklarer Abbildung der Kribellen (S. 203, Fig. 6) kann man entnehmen, daß er eines derjenigen gesehen hat, die »in dem gewulsteten Seitenrande der Hinterleibsbasis in der von dem gelben Haarbüschel besetzten Cuticula« liegen. Es sind deren immer drei: das eine zeigt eine größere Anzahl von Einzelkanälchen (etwa 20), das andre deren etwa zehn; das dritte besteht nur aus zwei



Textfig. 2.
Längsschnitt durch ein Cribellum.

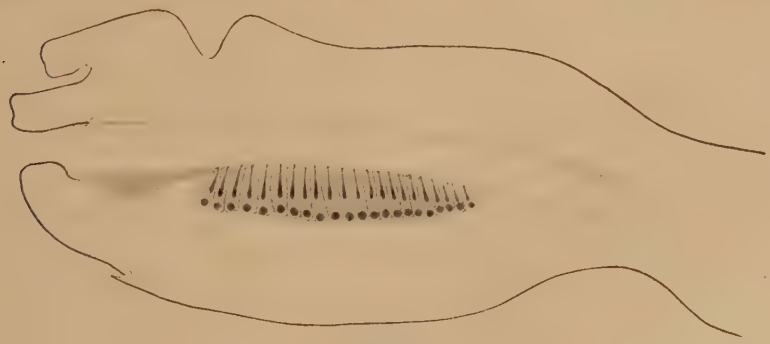
Textfig. 3.
Cribellum von oben gesehen.

bis drei Kanälchen; in Textfig. 3 ist das größte von oben gezeichnet, die Trichome, die es überdecken, zeigt die Abbildung im Querschnitt. Ihre Lage und die der dazu gehörigen Drüsen erkennt man am besten aus Taf. XI, Fig. 2; wie diese Abbildung zeigt, liegen diese drei Kribellen (*Kr*) etwas nach rückwärts in dem Seitenrande; das Cribellum eines vierten, größeren, etwas mehr nach der Medianlinie zu gelegenen Drüsenbündels liegt in dem Tergiten des außerordentlich großen ersten Abdominalsegments weit vorn sehr nah an der Seitenlinie (Taf. XI, Fig. 2 *W.Da.*), so daß es von den Trichomen der Flügeldecken überdeckt wird.

Die von Wasmann erwähnten »in den Bläschen manchmal vorhandenen Einschlüsse, welche homogene, stark eosinophile Kügelchen darstellen und an Dotterkugeln erinnern«, konnte ich nie bemerken.

Ich gebe hier nochmals eine so eingehende Beschreibung dieser Drüsenzellen, da meine Befunde die Wasmanns teils ergänzen, teils von ihnen abweichen — besonders aber auch deswegen, weil ich dieselben

Drüsen an einer ganz andern Stelle im Körper des Käfers wiedergefunden habe, nämlich im Kopfe, wo sie von Wasmann völlig übersehen worden sind. Infolge des Schwindens der Augen und der Augenganglien (Lespès 1868) ist im Kopfe Platz geworden für solche große Drüsen, und es findet sich zu beiden Seiten des Pharynx je ein Drüsenbündel (Taf. XI, Fig. 1), das aus ungefähr 10 bis 15 Einzeldrüsen besteht, die den eben beschriebenen des Abdomens (Textfig. 1) völlig gleichen (ihre genaue Zahl ließ sich nicht feststellen). Dorsal vom Pharynx berühren sie sich. Wie im Abdomen konvergieren auch hier die Zellen nach einem Punkte, der für jedes Bündel seitlich vom Pharynx liegt (Taf. XI, Fig. 1 *M*), und von hier aus ziehen die Ausführgänge zu Strängen vereinigt (*A. G.*) schräg nach oben und vorn und münden nach außen, indem sie die Oberlippe durchbrechen (*labr*). Man findet auch hier die Kribellen wieder, nur vereinigen sich nicht alle Gänge zu einem Cribellum, sondern wie Textfig. 18 zeigt, je zwei bis drei, so daß man deren in der Oberlippe etwa zehn vorfindet. Weiter unten (S. 345) soll der eigentümlichen Umbildung gedacht werden, die die Oberlippe durch diese Drüsenmündung erfahren hat. Vergeblich suchen wir bei den auf S. 330 angeführten Pselaphiden nach Drüsen, die den eben beschriebenen analog wären: im Abdomen findet sich bei ihnen nur ein stark entwickeltes Fettgewebe, und im Kopf würde für solche große Drüsen gar kein Platz vorhanden sein, da die Augenganglien stark ausgebildet sind. Wir bemerken aber bei allen dreien im Kopfe andre Drüsen, die dem *Claviger* gänzlich fehlen und deren Gestalt und Lage man aus



Textfig. 4.

Drüsen unter dem Hypopharynx von *Bryaxus haematica*.

Textfig. 4 entnehmen kann. Auf Querschnitten sieht man, daß sie den Pharynx halbkreisförmig umlagern und durch den Hypopharynx münden — sie ersetzen die völlig fehlenden Speicheldrüsen.

b. Myrmekophilendrüse II. In der Nähe der eben beschriebenen auffälligen Drüsen liegen unter den Exsudattrichomen noch andre Gebilde, die auch WASMANN aufgefallen sind, und die er für Sinneszellen hält. Er sagt nämlich: »Die Flügeldeckenseiten .... tragen nahe den Außenecken der Spitze einen großen Büschel langer gelber Exsudatborsten .... außerdem dienen sie als Reizborsten bei der Beleckung. Innerhalb des Seitenwulstes der Flügeldecken findet sich nämlich zunächst unter der Basis der gelben Haarbüschel eine Reihe von Sinneszellen.« Es ist anzunehmen, daß ihm ein Bild, wie es Textfig. 1 gibt, die Veranlassung zu dieser Annahme gegeben hat. Bei dem Gewirr, das die große Menge der Haarbasen bildet, ist es aber tatsächlich unmöglich, zu entscheiden, ob die Zellen, die zwischen denselben liegen, Sinneszellen sind, von denen aus ein Nerv an das Haar herantritt oder nicht. Durchmustert man die Präparate sorgfältiger, so findet man diese Zellen über den ganzen Körper verteilt, besonders häufig in den Flügeldecken. Hier bekommt man ganz klare Bilder (Taf. XI, Fig. 3 *D.II.*), die zeigen, daß es sich um einzellige Drüsen handelt; sie haben die Form von Kölbchen und sitzen ganz dicht unter der Cuticula. Ihr chitiniger Ausführgang beginnt in der Drüse mit einer stiefelartigen Anschwellung und durchsetzt die Cuticula in ziemlicher Breite zu $^2/_3$ ihrer Dicke, um sich dann plötzlich auf $^1/_5$ seines Durchmessers zu verengern. Dieser letztere Teil, der nur bei sehr starker Vergrößerung zu erkennen ist, nimmt keine Farbe an, während der breitere Teil stets mit einem mit Hämatoxylin stark färbbaren Secret erfüllt ist. Das Protoplasma der Drüse scheint gegen den Rand der Zelle dichter zu werden. Die Basis des Ausführganges liegt immer in einem hellen Hof. Der Kern der Drüse liegt proximal und hat eine ansehnliche Größe. Regelmäßig tragen die Zellen seitlich einen zipfelförmigen Fortsatz, der in einen Faden ausläuft. Trotz eifrigen Suchens konnte ich nie die Neurofibrillen eines hier etwa an die Zelle herantretenden Nerven nachweisen.

Wie schon erwähnt, sind die Drüsen über den ganzen Körper verteilt: besonders häufig liegen sie unter den Exsudattrichomen und in den Flügeldecken, mehr vereinzelt im Fühler (Taf. XI, Fig. 4 *D.II.*), im Kopf, im Abdomen; sie fehlen in den Beinen und unter den Flügeldecken. Immer liegen sie dicht bei einem der Haare, die über den ganzen Körper verteilt sind. Gewöhnlich gehören zu einem Haar drei bis fünf solche Drüsen, und ihre Öffnungen umstehen dann halbmondförmig die Haarbasis, wie es Textfig. 5 zeigt, die nach einer mit KOH behandelten Flügeldecke gezeichnet wurde. Diese Abbildung zeigt ebenso wie Taf. XI, Fig. 3 deutlich, daß es sich nicht um Drüsen handelt, die in

das Gelenk des Haares münden, und die man dann als Schmierdrüsen bezeichnen müßte. In letzterem Falle könnte man erwarten, sie bei einem der Pselaphiden zu finden, doch zeigt die Untersuchung, daß sie diesen Käfern gänzlich fehlen. Mit diesen Erörterungen soll keineswegs geleugnet werden, daß die Exsudatborsten gleichzeitig als Reizborsten dienen. Taf. XI, Fig. 3 *Nv.* zeigt ihre Innervation, die aber nur selten sichtbar wird, so daß man nicht entscheiden kann, ob sie jedem Haar zukommt.

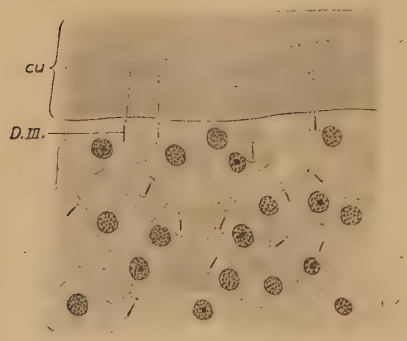
c. Myrmekophilendrüse III. Eine dritte Art von Drüsen, die sich bei *Claviger testaceus* finden, hat die größte Ähnlichkeit mit den von Leydig (1859) beschriebenen und abgebildeten (Taf. II, Fig. 2) Hautdrüsen von *Hydrophilus caraboides*. Es sind eiförmige Drüsen (Taf. XI, Fig. 5) mit einer chitinigen Innenkapsel, die meist radiär angeordnete feine Streifen zeigt. In ihr entspringt der verdickte Ausführungsgang, der immer mit stark färbbarem Secret angefüllt ist. Die Zellen sind etwas in die Tiefe verlagert, und ihr Ausführungsgang trifft in einem sehr spitzen Winkel auf die Cuticula (Textfig. 6), die er mit einem Porengang von gleichmäßigem Durchmesser durchsetzt.

Textfig. 5.
Stück der Flügeldecke, das die Mündung der Myrmekophilendrüsse II zeigt.

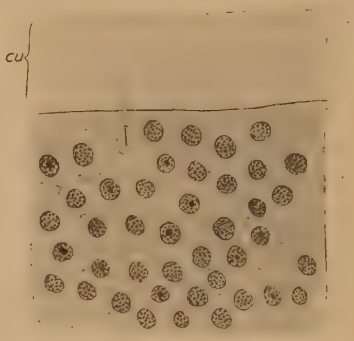
Im Fühler stößt er rechtwinkelig auf die mit Sinnesorganen reich besetzte tellerförmige Fläche des sechsten Fühlergliedes (Taf. XI, Fig. 4). Diese Drüsen sind über den ganzen Körper ziemlich gleichmäßig verbreitet, sind aber ganz besonders zahlreich in den Flügeldecken, unter den seitlichen Exsudattrichomen (Textfig. 1 *D.III*) und unter der großen Grube des Abdomens. Behandelt man das große Rückensegment mit KOH, so findet man in der Abdominalgrube und zu beiden Seiten derselben eine ganze Anzahl feiner Poren, die die Mündung dieser Drüsen bezeichnen (Taf. XI, Fig. 2 *D.III*).

Drüsen von ganz dem gleichen Typus finden sich auch bei *Bryaxis haematica*. Nur fehlt ihnen hier die außerordentlich mächtige

Entwicklung, wie sie *Claviger* zeigt. Bilder wie das aus dem Seitenwulst (Textfig. 1), wo sich die Drüsen zu förmlichen Büscheln zusammenlagern, gibt es nicht; die Drüsen stehen nur ganz vereinzelt unter dem Chitin, was die Textfig. 6 und 7 erläutern mögen. Textfig. 6 zeigt einen Anschnitt des scharfen Kieles des Mesosternums von *Claviger*, in dem man ohne weiteres zahlreiche Drüsen erkennt. Die Textfig. 7 ist der



Textfig. 6.
Anordnung der Mrymekophilendrüse III im Mesosternum des *Claviger testaceus*.



Textfig. 7.
Hautdrüse im Mesosternum von *Bryaxis haematica*.

entsprechenden Region von *Bryaxis haematica* entnommen: unter den vielen Zellen der Hypodermis findet sich gerade eine derartige Drüse.

d. Schmierdrüsen. Um eine erschöpfende Darstellung der Hautdrüsen zu geben, muß hier noch der Drüsen eines vierten Typs Erwähnung getan werden. Sie haben eine langgestreckte Form (Textfig. 8) und liegen dicht unter der Cuticula, so daß ihr Sammelkanal diese sofort bei seinem Austritt aus der Zelle durchsetzt. Er verengt sich dabei und zeigt häufig eine Knickung in einem stumpfen Winkel. Man findet diese Drüsen in der Nähe der Fühlerbasis: sie münden in die Fühlergrube. Ferner finden sie sich in der Nähe fast sämtlicher vorhandener Gelenke, in die sie ihr Secret ergießen; so in das Gelenk der Mandibeln, der

Textfig. 8.
Schmierdrüsen von der Fühlerbasis.

Maxillen, in das Gelenk der Beine am Thorax, in das zwischen Tibia und Femur; sie liegen in dem Femur und sind hier durch den engen Raum, den sie mit den starken Muskeln teilen müssen, sehr in ihrem Durchmesser eingeschränkt worden; dafür aber strecken sie sich so in die Länge, daß sie $^3/_4$ des Femur durchlaufen. Man findet sie auch an dem Gelenk zwischen den Tergiten und Sterniten des zweiten Abdominalsegmentes, sowie an der Grenze zwischen Abdomen und Thorax. Durch ihre Lage dokumentieren sie sich als typische Schmierdrüsen. Dunkel bleibt es, welche Funktion sie an der Grenze zwischen Rectum und Cloake erfüllen. Sie sind hier etwas kleiner und entleeren ihr Secret in die Cloake (Taf. XI[a], Fig. 11 *S.D* zeigt ihre Lage, vgl. S. 359). Bei *Bryaxis haematica* finden sich ganz gleich gebaute Drüsen, die ebenfalls in die Gelenke münden, und auch die Drüsen an der Cloake sind bei diesem Käfer vorhanden.

Das eigentümliche fettglänzende Äußere des *Claviger* fiel auch Wasmann auf. Wie ich vermute, wird es durch die Produkte der unter b. und c. geschilderten Drüse bedingt. Diese sind Wasmann entgangen; da er aber doch das charakteristische Aussehen des Käfers zu erklären sucht, so vermutet er, daß das im Abdomen reich entwickelte Fettgewebe sich als Exsudatgewebe betätige und als solches vielleicht sogar überwiege. Ein Grund für diese Annahme ist nicht vorhanden, da einmal die nahe verwandten Pselaphiden eine nicht geringere Ausbildung des Fettgewebes im Abdomen zeigen, dann aber alle Poren des Chitins reichlich von den Ausführkanälchen der Drüsen in Anspruch genommen werden, so daß nur eine geringe Möglichkeit geboten wäre, das Fettexsudat auszuscheiden.

Auf eine Beschreibung des Fettgewebes werde ich infolgedessen verzichten.

Gleich an dieser Stelle soll noch der Önocyten gedacht werden, jener rätselhaften Gebilde, über deren Funktionen schon so manche Vermutung ausgesprochen worden ist, ohne daß es gelungen wäre, sie zu beweisen. Auch Wasmann erwähnt sie: »Von diesen Drüsenzellen (gemeint ist das von ihm beschriebene Exsudatgewebe) sind andre, in der Größe und Gestalt ihnen oft ähnliche, aber viel dunklere, drüsenähnliche Zellen zu unterscheiden, die einen viel größeren runden Kern und ein sehr dichtes Protoplasma haben, und bündelweise um die großen Tracheenstämme der Hinterleibsseiten sich anlegen. Diese Zellen scheinen keine Beziehungen zum Exsudatgewebe zu haben, sondern eher den Önocyten zu entsprechen.« (S. 202, Anm. 2.) Weiter unten widerspricht er sich aber selbst, indem er sagt: »Önocyten fand

ich im Fettgewebe von *Claviger* nicht, wohl aber sehr dunkle, drüsenähnliche Zellen an den großen seitlichen Tracheenstämmen des Hinterleibes.« Es ist nicht ganz verständlich, was er nun eigentlich meint: die an den großen Tracheenstämmen liegenden Zellen sind sehr auffällige Gebilde, die aber weder in Größe noch in Gestalt mit den Myrmekophilendrüsen I irgend eine Ähnlichkeit haben, die man auch unmöglich für Drüsen ansprechen kann, da ihnen nie ein Ausführkanal eigen ist und die Struktur ihres Protoplasmas von der der Drüsen ganz bedeutend abweicht. Sie ähneln sehr den von Wielowiejski (1882) beschriebenen Önocyten, so daß ich sie für solche halte, da ich sie nicht als Drüsen deuten kann. Bei seinen Untersuchungen über die Önocyten der Honigbiene ist es Koschevnikov (1900) aufgefallen, daß in diesen Zellen, wenn das Insekt einige Monate gelebt hat, gelbe Körnchen zu erscheinen beginnen, die sich mit dem Alter allmählich anhäufen. Es ist ihm unzweifelhaft, »daß die Körnchen Ausscheidungsprodukte sind die als Resultat der Lebenstätigkeit der Gewebe erscheinen«. Er hält die Önocyten für Excretionsorgane ohne Ausführgänge, für Zellen, die als Niederlage von Ausscheidungsprodukten dienen, die nie entleert werden. Auf Schnittserien durch *Claviger*, die zu verschiedenen Jahreszeiten gefangen worden sind, zeigte sich ebenfalls eine Verschiedenheit der Önocyten; bald zeigen sie keinerlei Einlagerungen, bald finden sich in ihnen dunkler gefärbte Einschlüsse, die mit jenen identisch sein können, zumal da sich auch jene in den gewöhnlichen Konservierungsflüssigkeiten nicht lösen. Jedoch scheinen hier diese Unterschiede nicht von dem Alter der Tiere abzuhängen, da ich auch im Herbst noch Tiere fand, deren Önocyten keinerlei Einschlüsse enthielten. Da die Önocyten ausschließlich in engster Verbindung mit den Tracheen stehen, so ist der Gedanke naheliegend, daß durch diese eine Entleerung derselben erfolgt — vielleicht eine Verbrennung der Abfallstoffe durch den Sauerstoff der Luft, doch ist eine experimentelle Kontrolle dieser Vorgänge schwer durchzuführen.

B. Mundwerkzeuge.

Bei dem hohen systematischen Wert, der den Mundwerkzeugen beigelegt wird, ist es nicht verwunderlich, daß die der *Claviger*-Arten schon untersucht worden sind. Redtenbacher (1858) sagt von ihnen folgendes: »Oberlippe vorn abgerundet, Oberkiefer kurz, mit kurzer geteilter Spitze. Unterkiefer mit zwei sehr kurzen, pinselartigen, sehr lang behaarten Lappen. Kiefertaster nur mit einem einzigen deutlichen, fingerförmig gebogenen Gliede, aus dessen Spitze ein oder zwei Börstchen

hervorragen. Kinn groß, quer viereckig, die dünnhäutige, an der Spitze sehr lang behaarte, mehrfach gebuchtete Zunge bedeckend. Lippentaster nur deutlich zweigliedrig, auf der Zunge aufliegend, ihr erstes Glied kugelig-eiförmig, das zweite lang, dünn, borstenförmig.« Bei Ganglbaur (1895) findet sich über die Mundwerkzeuge nur wenig, und seine Angabe weicht etwas von der Redtenbachers ab. »Die Mandibeln sind stumpf und innen ungezähnt, die knieförmigen Taster sind knieförmig gekrümmt und an der Spitze mit zwei häutigen Anhängen versehen.«

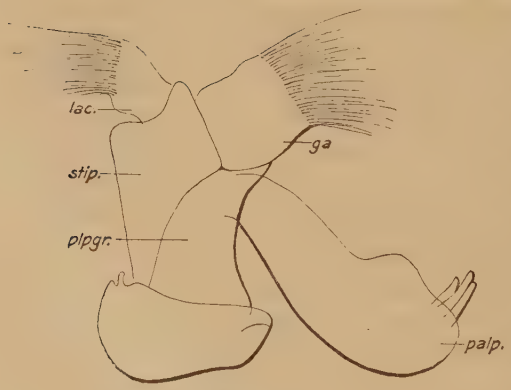
Wird man schon durch diese Angaben für die Mundwerkzeuge des Käfers interessiert, so regt zu einer näheren Untersuchung die Angabe Wasmanns (1889) an, der sagt: »Die Clavigeriden zeichnen sich .... aus, durch .... die Verkümmerung der Freßwerkzeuge, vorzüglich der Taster .... Diese Bildung der Mundteile ist das wichtigste systematische Merkmal der Clavigeriden gegenüber den Pselaphiden, es ist auch von großer biologischer Bedeutung, die Clavigeriden sind nämlich sämtlich echte Gäste, die von den Ameisen gefüttert werden .... so ist das biologische Abhängigkeitsverhältnis der ganzen Clavigeridenfamilie in der Reduktion der Mundteile, speziell der Kiefertaster zum sichtbaren Ausdruck gekommen.«

Wasmann erwähnt hier nur die Verkümmerung der Kiefertaster — doch ist es ihm selbstverständlich, daß auch die andern Mundteile verkümmert sind. Schauen wir sie uns einmal näher an und vergleichen sie mit denen eines Pselaphiden: In der Wahl unsres Vergleichsobjektes müssen wir freilich etwas vorsichtig sein, denn nach Wasmanns (1889) Angaben haben nur diejenigen Pselaphiden, die nicht oder wenigstens nicht ausschließlich bei Ameisen zu wohnen pflegen, »stark entwickelte viergliedrige Kiefertaster .... dagegen zeigen jene Gattungen, die ihren Wohnort nur in Ameisennestern haben, durchweg kürzere Kiefertaster.« So hat z. B. *Chennium* nur dreigliedrige Taster — es gibt also Übergangsformen, die man nicht wählen darf, wenn man erkennen will, wie weit die Umbildung bei *Claviger* gediehen ist. Meine Wahl fiel auf *Bryaxis haematica*, die in den Wäldern um Leipzig häufig und immer außerhalb der Ameisennester zu finden ist, also nicht in den Verdacht kommen kann, ein ungünstiges Objekt zu sein.

Betrachten wir zunächst die Maxillen von *Bryaxis haematica*, so fällt uns vornehmlich deren stattlicher viergliedriger Taster auf, der einen Sinneszapfen am letzten Gliede trägt (Textfig. 9 *palp*) — der Taster des *Claviger testaceus* (Textfig. 10 *palp*) ist dagegen nur eingliedrig und zeigt an seinem Ende drei Chitinlappen, die ebenfalls als

Sinnesorgane zu deuten sind, da Nerven an sie herantreten; ganz bedeutend mächtiger sind aber bei ihm Lacinia (*lac*) und Galea (*ga*) ent-

Textfig. 9.
Maxille von *Bryaxis haematica*.



Textfig. 10.
Maxille von *Claviger testaceus*.

wickelt, als zwei kurze pinselartig behaarte Lappen. Diese sind auch für ihn viel wichtiger, da seine Nahrung meist flüssig ist, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll; gleichzeitig dienen diese Borsten zur Sinneswahrnehmung, da an sie stattliche Nerven herantreten. Auch bei *Bryaxis haematica* finden wir Lacinia und Galea als pinselartige Gebilde ausgebildet; wie Textfig. 9 zeigt, sind sie aber hier

bei weitem nicht so gewaltig entwickelt. Entsprechend zeigt natürlich bei *Claviger* der Stipes, der Lacinia und Galea trägt, bei *Bryaxis* der Palpiger, der den Palpus trägt, eine stärkere Ausbildung. Bei einem andern freilebenden Pselaphiden, *Euplectus nanus*, ist die Lacinia noch unscheinbarer als bei *Bryaxis*.

Die Mandibel des *Claviger testaceus* besitzt keine kurze geteilte Spitze, wie REDTENBACHER (1858) angibt, sondern ist stumpf und ungezähnt (Textfig. 12). Auf ihrer inneren Seite finden sich aber einige große Borsten, die dazu beitragen, die pinselförmige Besetzung des

Textfig. 11.
Mandibel von *Bryaxis haematica*.

Textfig. 12.
Mandibel von *Claviger testaceus*.

Mundes zu vervollständigen. Die Mandibel von *Bryaxis haematica* (Textfig. 11) trägt dagegen an ihrer inneren Seite mehrere Zähne und ist überhaupt stärker als die des *Claviger*, so daß auch hier eine deutliche Rückbildung erkennbar ist.

Textfig. 13.
Ectolabium von *Bryaxis haematica*.

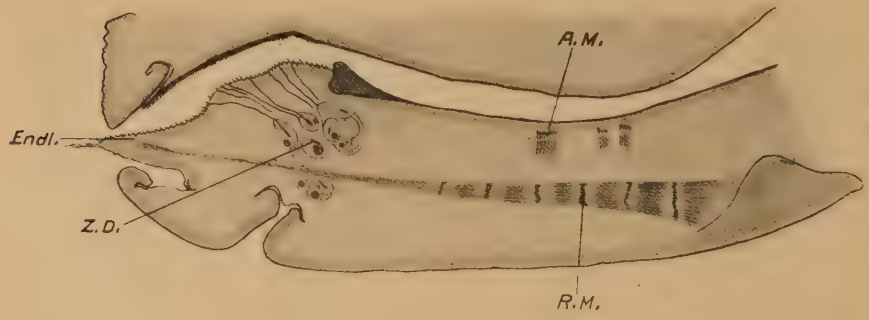
Textfig. 14.
Ectolabium von *Claviger testaceus*.

Die Unterlippe (Ectolabium) (Textfig. 14) zeichnet sich bei *Claviger* durch eine fast viereckige Gestalt aus. Ihr Tastapparat besteht nur aus einem kurzen Endglied, dem eine längere Borste aufsitzt. Vergleicht man diesen Apparat mit dem der *Bryaxis* (Textfig. 13), so findet man, daß auch er stark rückgebildet ist, denn jene besitzt noch einen ganz schön ausgebildeten Lippentaster: die äußere Lade wird durch eine Borste repräsentiert, die innere jedoch ist recht stattlich zweigliedrig.

Die Zunge (Endolabium) ist ein dünnhäutiges Gebilde, das seitlich mit stattlichen Haarbüscheln besetzt und »mehrfach gebuchtet« ist. Man sollte die Ausbuchtung besser Falten nennen, denn die Zunge kann vorgestreckt werden und zeigt in diesem Falle diese Ausbuchtung nicht mehr. Die Textfig. 15 zeigt die Zunge (*Endl*) in ihrer Ruhelage; die Ausstülpung erfolgt dadurch, daß sich die mit *AM* bezeichneten Muskeln, die nach den Seiten zu verstreichen, kontrahieren, den Oesophagus nach unten drücken und so die Leibeshöhlenflüssigkeit verdrängen. Diese sucht sich

Textfig. 15.

Längsschnitt durch den Kopf des *Claviger testaceus* mit zurückgezogener Zunge.



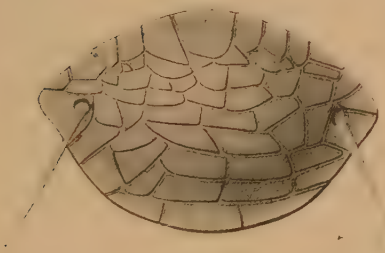
Textfig. 16.

Längsschnitt durch den Kopf mit vorgestreckter Zunge.

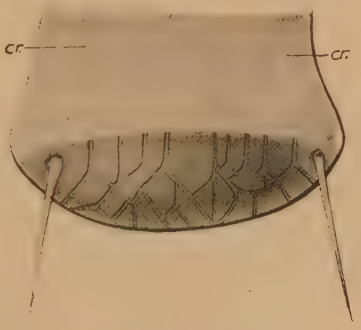
einen Ausweg und flutet rückwärts in den Körper, nach vorn aber drängt sie sich in die Falten der Zunge und stülpt diese nach außen, so daß sie dann ein Bild wie in Textfig. 16 bietet. Ein stattlicher

Muskel (Textfig. 15 und 16 *RM*), der genau in der Mittellinie des Körpers liegt und unpaar ist, sorgt durch seine Kontraktion dafür, daß die Zunge wieder zurückgezogen wird. Einen ähnlichen Mechanismus konnte ich bei *Bryaxis* nicht mit Sicherheit nachweisen. Der Nutzen, den *Claviger* von ihm hat, ist offensichtlich; er ermöglicht es ihm, die Pinsel, die zu beiden Seiten der Zunge sitzen, auszustülpen und mit ihnen seine flüssige Nahrung aufzutupfen. Auf der Zunge münden eine größere Zahl von »Zungendrüsen« von der Form der im Fühler auftretenden (Textfig. 16 *ZD*); in ihrer Lage erinnern sie sehr an die des *Anophthalmus telkampfii* (Packard 1903, S. 74). Die Zunge ist von feinen Kanälchen vollständig überzogen, so daß sie in polygonale Felder geteilt erscheint; in den Kanälchen kann sich das Secret der Drüsen verteilen. Bei dem gänzlichen Fehlen von Speicheldrüsen werden sie deren Funktion übernommen haben. Die Drüsen, die in den Mund der *Bryaxis haematica* münden, haben ganz andre Gestalt und sind schon weiter oben beschrieben worden (S. 335) — ihre Funktion wird aber wohl die gleiche sein.

Dagegen findet sich an der Oberlippe des *Claviger testaceus* (Textfig. 17 und 18) eine ganz auffällige Umbildung, deren schon auf



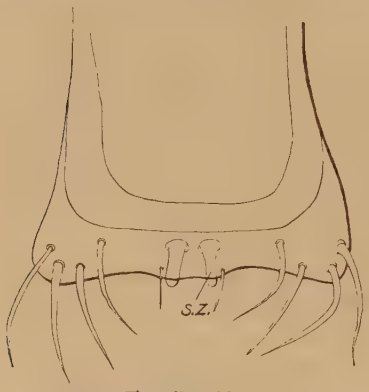
Textfig. 17.
Oberlippe des *Claviger testaceus*, von vorn.



Textfig. 18.
Oberlippe des *Claviger testaceus*, von oben; der Clypeus ist abpräpariert.

S. 335 gelegentlich der Besprechung der Drüsen im Kopfe des Käfers Erwähnung getan wurde. Schon in ihrer vorn abgerundeten Form und dadurch, daß sie nur ein einziges Paar Sinnesborsten besitzt, weicht sie bedeutend ab von der doppelt gebuchteten Oberlippe der *Bryaxis haematica* (Textfig. 19), die mehrere Sinnesborsten und zwei Sinneskuppeln trägt. Außerdem zeigt die der *Bryaxis haematica* nichts von der eigentümlichen Einteilung in einzelne, durch feine Kanälchen

voneinander geschiedene Felder, die bei *Claviger* so überrascht (Textfig. 17). Betrachtet man dessen Labrum nicht von vorn, sondern mehr von oben (Textfig. 18; der Clypeus ist abpräpariert!), so erkennt man, daß es von einer großen Anzahl feiner Kanälchen durchsetzt wird, von denen sich kurz vor ihrer Mündung je zwei bis vier zu einem stärkeren Kanal vereinigen (*cr*) — ganz wie in den Kribellen des Wasmannschen Exsudatgewebes. Es sind dies die Ausführkanälchen der S. 335 beschriebenen Drüsen, die den Wasmannschen völlig gleichen. Das Secret verteilt sich nun in den Kanälchen der Oberlippe und verdunstet hier. Die Oberlippe ist also zu einer Verdunstungsfläche, für ein flüchtiges Exsudat umgebildet, und entspricht dadurch völlig in seiner Funktion den gelben Exsudatbüscheln an der Hinterleibsbasis, unter denen sich ja die Kribellen des Wasmannschen Gewebes finden, dessen Secret sich auch auf ihnen ausbreitet und verdunstet.



Textfig. 19.
Oberlippe von *Bryaxis haematica*.

Der Epipharynx ist wie eine Bürste mit feinen Härchen besetzt (Taf. XI, Fig. 1 *Eph*). Die Funktion dieses Bürstchens ist aber nicht eine dem Käfer eigentümliche und durch seine Lebensweise bedingte: auch der Epipharynx von *Bryaxis haematica* und der einer ganzen Reihe ferner stehender Formen ist mit feinen Borsten besetzt.

Bei der Besprechung der Beziehung zwischen Biologie und Anatomie des Käfers werden wir nochmals auf die Mundwerkzeuge zurückkommen.

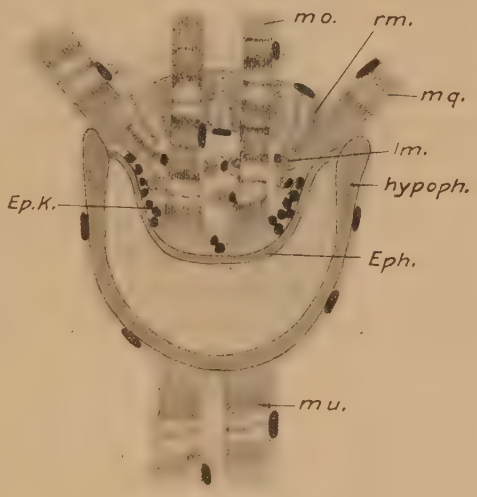
C. Darmkanal.

Wie bei allen Insekten ist der Darmkanal des *Claviger* in drei deutlich getrennte Abschnitte geteilt: In Vorderdarm oder Stomodäum, Mitteldarm oder Mesenteron, und Hinterdarm oder Proctodäum.

Das Stomodäum gliedert sich wiederum in drei Abschnitte, den Pharynx, Oesophagus und Proventriculus.

Vom Pharynx war schon gelegentlich der Mundwerkzeuge die Rede: der Hypopharynx geht völlig in die vorstreckbare Zunge über, deren Mechanismus oben beschrieben wurde, der Epipharynx ist mit Härchen bedeckt. Im Querschnitt zeigt sich der Pharynx hufeisenförmig bis ellipsenförmig, je nach der Kontraktion der Muskulatur; seine

Beweglichkeit ist zum größten Teile bedingt durch den Epipharynx (Textfig. 20 *Eph*), der aus einer viel dünneren Chitinplatte besteht als der Hypopharynx, gegen den er auch durch eine starke Muskelschicht ausgezeichnet ist. Die Muskeln verlaufen einerseits quer von der rechten zur linken in die Höhe gebogene Seite des Hypopharynx, die sich zu Muskelansatzstellen verbreitert (Textfig. 20 *rm*); anderseits in der Längsrichtung des Pharynx (*lm*). Außer diesen Muskeln, von denen die ersteren den Ring-, die letzteren den Längsmuskeln der übrigen Darmteile entsprechen, finden sich noch solche, die den Pharynx mit der Körperwand oben (Textfig. 20 *mo*) und seitlich (*mq*) verbinden. Die Quermuskeln dienen der Verengerung, die nach der Körperwand laufenden der Erweiterung des Pharynx. Die Längsmuskeln besorgen die Beförderung der Nahrung in den Oesophagus. Am Hypopharynx konnte ich nur Muskeln bemerken, die nach der unteren Körperwand verlaufen (*mu*), sie dienen dazu, den Pharynx bei der Nahrungsaufnahme zu erweitern. Das Epithel unter dem Pharynx der von mir untersuchten Tiere ließ selbst bei sonst ganz ausgezeichnet konservierten Exemplaren nie deutliche Zellgrenzen erkennen. Unter dem chitinigen Epipharynx liegen stets eine große Anzahl runder Zellkerne, unter dem Hypopharynx finden sich dagegen nur wenige, die außerdem eine langgestreckte Gestalt haben.



Textfig. 20.
Querschnitt durch den Pharynx.

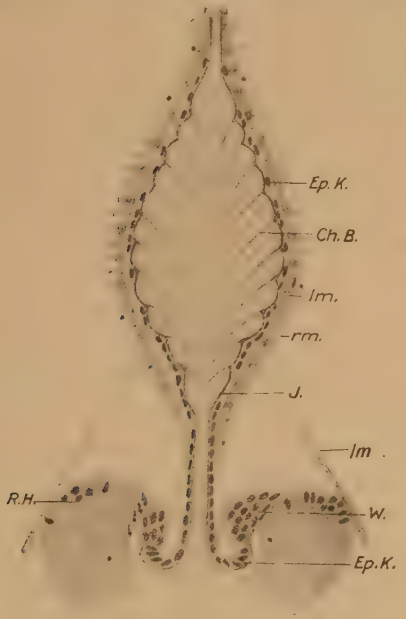
Da *Claviger* zu den hypognathen Insekten gehört, steigt der Pharynx ziemlich steil aufwärts und geht am Ende des Kopfes unter einem Winkel von etwa 125° in den Oesophagus über. Dieser durchläuft den ganzen Hals, das erste Thoracalsegment und mündet im zweiten in den Proventrikel; bei seinem Durchtritt durch die Schlundcommissur verengert er sich etwas. Er zeigt eine sehr stattliche Ringmuskulatur, unter der sich fünf bis sechs Längsmuskeln, also nur sehr wenige, finden. Die chitinige Intima zeigt starke Faltung, die bei jedem Tiere anders

erscheint, also wahrscheinlich von der Kontraktion der Muskulatur abhängig ist; eine bestimmte Anzahl von Längsleisten, wie sie für andre Insekten festgestellt wurden, konnte ich nicht herausfinden. Vom Epithel des Oesophagus gilt dasselbe wie von dem des Pharynx.

Bei den von ihm untersuchten *Anthrenus*-Larven konstatiert Möbusz (1897) ein schön ausgebildetes Epithel, während Beauregard (1885) und List (1887) bei den von ihnen untersuchten Insekten den Oesophagus ohne Epithelbelag fanden. Möbusz sagt: »Am regelmäßigsten und höchsten ist das Epithel während und kurz nach der Häutung der Larve, während es später, wahrscheinlich durch secretorische Tätigkeit der Zellen, allmählich degeneriert und vielleicht ganz verschwindet.« Gilt das von einer Larve, so fand ich auch bei dem ausgebildeten *Claviger*, daß dieses undeutlich gewordene Epithel bei Tieren, die im Frühjahr im Freien gefangen und konserviert sind, leichter festzustellen ist, als bei solchen, die schon einen Sommer und einen Winter in Versuchsnestern überdauert haben, also schon einiges Alter haben. Aus zwei Gründen möchte ich es aber bezweifeln, daß dem Epithel des Stomodäums eine secretorische Funktion zukommt. Einmal bieten die mikroskopischen Bilder nie einen Anhalt dafür, daß die Zellen secernieren, dann aber findet sich nie eine Regeneration der Zellen. Würden diese secernieren, so könnte man nur annehmen, daß sie ein für den Verdauungsvorgang wichtiges Secret abscheiden; eines Tages nun würden die Zellen erschöpft sein — auch Möbusz beobachtete ja, daß sie degenerieren — und der Käfer müßte des für ihn wichtigen Stoffes, der von ihnen ausgeht, entbehren und in seinem Verdauungsmechanismus müßte sich irgend eine Umwandlung vollziehen. Welcher Art diese sein könnte, ist schwer zu sagen, und es scheint mir einleuchtender zu sein, wenn man annimmt, daß die Epithelzellen gar nicht durch Secretion degenerieren, sondern daß sie vom Käfer selbst aufgelöst und anderweitig im Haushalte des Körpers verwendet werden. Ihre einzige Aufgabe, die Abscheidung des Chitins, das das Stomodäum auskleidet, haben sie erfüllt, dort wo sie stehen, sind sie überflüssig und es ist nur ökonomisch, wenn sie anderweit verwendet werden. Ein wundervolles Beispiel dieser Weiterverwertung von Stoffen, die in Organen aufgespeichert sind, die keine Funktion mehr haben, geben nach den Arbeiten von Janet (1907) die ♀ von *L. niger*, indem sie die Muskeln ihrer Flügel, die nach dem Hochzeitsfluge abgeworfen werden, auflösen und die so freiwerdenden Stoffe zum Aufbau der Eier verwenden.

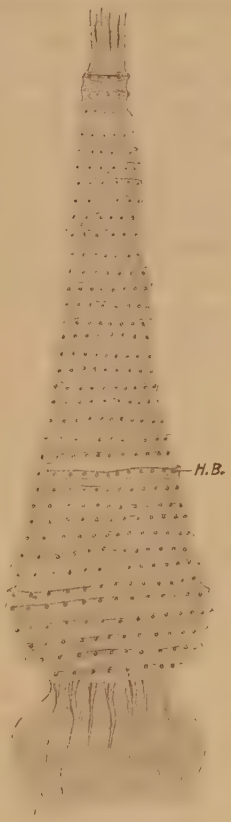
Der Proventriculus, der bei andern Insekten mit mehr oder minder starken Chitinzähnen ausgestattet ist, zeigt sich bei *Claviger*

ausgekleidet mit einer großen Menge dünner, langer Chitinhaare (Textfig. 21 *Ch.B.*), die auf regelmäßigen ringförmigen Falten des Chitins stehen; da sie auch in Längsreihen stehen, so ergibt sich ein sehr regelmäßiges Bild, wie es Textfig. 22 zeigt. Die alte Ansicht, daß der Proventriculus ein »Kaumagen« sei, zu der man gekommen war dadurch, daß man Zähne in seinem Innern fand, ist wohl jetzt von allen Forschern aufgegeben worden. Man sieht in ihm nur noch einen Apparat, der das Zurückgleiten der Speise aus dem Mesenteron verhüten soll — eine Ansicht, die meinen Befund vollständig bestätigt;



Textfig. 21.

Längsschnitt durch den Proventriculus von *Claviger testaceus*.



Textfig. 22.

Proventriculus von *Pselaphus heisei*, nach Behandlung mit KOH von außen; *H.B*, Basis einer Borste.

die Haare wirken wie eine Reuße, zum Zerkleinern der Nahrung sind sie aber absolut unfähig. Die Vermutung, daß der Proventrikel des *Claviger* durch die Lebensweise des Käfers beeinflußt und etwa diese Borsten aus Zähnen nahe verwandter Arten umgebildet seien, bestätigte sich nicht, denn der Proventriculus von *Bryaxis haematica, Pselaphus heisei* und *Euplectus nanus*, sowie einiger nicht näher bestimmter

Staphyliniden zeigt in seinem Innern ebenfalls Borsten, die ebenso angeordnet sind, wie bei *Claviger:* die Textfig. 22 ist nach dem Proventrikel des *Pselaphus Heisei* gezeichnet, von dem sich der des *Claviger* nur dadurch unterscheidet, daß bei ihm die Borsten nicht ganz so dicht stehen und weniger Querreihen vorhanden sind. Das Epithel ist nicht verschieden von dem des Pharynx und Oesophagus.

Über die Muskulatur des Proventriculus andrer Insekten hat man nicht immer völlige Klarheit erlangt. Nach Möbusz stimmen nur darin sämtliche Forscher überein, daß die Längsmuskeln sehr dünn sind. Bei *Claviger* ist dagegen die Längsmuskulatur (Textfig. 21 *lm*), die innen liegt, ebenso stark ausgebildet wie die außenliegende Ringmuskulatur (*rm*). Schneider (1890), van Gehuchten (1890) und Rengel (1896) stellen fest, daß die Längsmuskeln die Einstülpung des Proventriculus in das Mesenteron nicht mitmachen, sondern kurz vor dessen Ende direkt auf jenes übergreifen. Bei der Übereinstimmung der Autoren ist kaum anzunehmen, daß sie sich täuschen. Wie Textfig. 21 zeigt, liegen die Verhältnisse bei *Claviger* anders; die Längsmuskeln des Proventrikels endigen auf diesem selbst noch ein Stück vor seiner Mündung ins Mesenteron, treten also nicht auf dieses über. Etwas unterhalb der Mitte des Proventrikels fassen an diesem die Längsmuskeln des Mitteldarmes *lm* an und greifen über die Ringmuskeln hinweg, so daß im weiteren Verlaufe des Darmes die Längsmuskeln außen liegen, innen aber die Ringmuskulatur oder besser ein Netzwerk, das aus Muskeln besteht, die in verschiedener Richtung verstreichen. Durch diese Anordnung der Längsmuskulatur ist die Einstülpung des Proventriculus in den Mitteldarm bedingt, die schon von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben worden ist (vgl. Möbusz 1897, S. 12). Das Chitin (Textfig. 21) des Proventriculus bildet einen förmlichen Kragen, der in das Mesenteron ein kleines Stück hineinragt; unter ihm finden sich die dem Stomodäum eigentümlichen Epithelkerne (*Ep.K*), die in einen Wulst (*W*) mit zahlreichen Kernen ohne bestimmt ausgeprägte Zellgrenzen übergehen. An dieses Gewebe schließen sich die dem Mitteldarm eigentümlichen Zellen an (*RH*).

Der Speisebrei wird aus dem Proventrikel in das Mesenteron durch Kontraktion der Längsmuskeln übergeführt, die von diesem auf jenes übergreifen.

Eine Untersuchung des Stomodäums der *Bryaxis haematica* ergab, daß es keine sonderlichen Abweichungen von dem des *C. testaceus* zeigt.

Über das Mesenteron der Insekten ist im Laufe der Zeit eine große Literatur erschienen, was bei der Kompliziertheit der Vorgänge,

die sich in diesem Darmabschnitt abspielen, nicht verwunderlich ist. Ich kann es mir ersparen, sie einzeln zu besprechen, da man die Resultate derselben in der Arbeit von Möbusz zusammengefaßt finden kann. Sind dort die Auffassungen und Resultate Frenzels (1886) zum größten Teile unbezweifelt verwendet, so fußen die vorliegenden Untersuchungen über *Claviger* auf der Arbeit Rengels (1898), die ich an eignen Präparaten nachprüfen und bestätigen konnte. Sie widersprechen denen Frenzels und werden im folgenden nochmals kurz dargestellt werden. Die Arbeiten Deegeners (1902 und 1904) beschäftigen sich mit dem Mesenteron von Larven.

Es ist für den Mitteldarm charakteristisch, daß sich in ihm überaus lebhaft secernierende Zellen finden, die durch diese Secretion so vollständig erschöpft werden, daß sie zugrunde gehen und durch neue ersetzt werden müssen. Sie unterscheiden sich also von den Drüsenzellen, die weiter oben besprochen wurden; diese funktionieren während des ganzen Lebens des Käfers, ohne jemals zu degenerieren, da sie von der Leibeshöhlenflüssigkeit ernährt werden.

Die Tatsache, daß die Zellen durch neue ersetzt werden, wurde schon von älteren Autoren erkannt und beschrieben; Frenzel (1886) und Adlerz (1890) kamen zu der Anschauung, daß dieser Ersatz allmählich erfolgt.

Durch die bedeutenden Arbeiten von Bizzozero (1889, 1891, 1893) wurde jedoch dargetan, daß die durch die Secretion erschöpften Zellen zu bestimmten Zeiten alle auf einmal abgestoßen und durch neue ersetzt werden.

Rengel hat diese Verhältnisse weiter untersucht (1896) und die bei der Abstoßung und Erneuerung der Zellen wirksamen mechanischen Vorgänge für *Hydrophilus* näher beschrieben (1898). Kurz vor der Abstoßung der Zellen ist das Darmlumen bei diesem Käfer von einem lückenlosen einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet, dem eigentlichen secernierenden Epithel, das die Lumina der zahlreichen Divertikel vom Darmlumen vollständig absperrt. Alle diese Zellen sondern an ihrem distalen Ende eine derbe Chitinmembran ab, die also zwischen Zellbasis und Membrana propria liegt, und da sich auch die Zellen daran beteiligen, die die Mündung der Divertikel versperren, so reicht sie auch über diese hinweg. In jedem Divertikel findet sich am distalen Pole ein Regenerationsherd (*a*), darauf folgend eine Zone langgestreckter Zellen (*b*), die bei einem Querschnitt durch den Divertikel radiale Anordnung zeigen, und im Mittelpunkt des kreisförmigen Querschnittes zusammenstoßen, so daß ein Lumen hier noch nicht vorhanden ist.

Die dritte bei weitem mächtigste Zone (*c*) besteht aus Epithelzellen, die denen im eigentlichen Darmtractus völlig gleichen; sie bilden das Bekleidungsepithel des Lumens im Divertikel, secernieren und füllen dieses mit ihrem Secret, das aber nicht mit dem Verdauungssecret identisch ist. Durch den hydrostatischen Druck dieses Secretes und durch den Druck der äußeren Längsmuskulatur, die das Secret zwischen die von dem Epithel des Darmlumens abgeschiedene Chitinmembran und die Membrana propria preßt, wird dieses Epithel von seiner Basis abgehoben und abgestoßen. Durch den gleichen Muskeldruck werden die vorher mit *c* bezeichneten Zellen in das Darmlumen befördert, dort breiten sie sich auf der Membrana propria aus, schließen allmählich wieder die Öffnungen der Darmdivertikel und funktionieren als neues Darmepithel. Von einer inneren Längsmuskelschicht und einer Ringmuskulatur, die zwischen ihr und der äußeren liegt, werden die peristaltischen Bewegungen des Darmes ausgeführt. Dies sind in Kürze die Verhältnisse im Mitteldarm des *Hydrophilus*, wie sie Rengel schildert.

Die Bilder, die mir auf meinen Präparaten im Mitteldarm des *Claviger* entgegentraten, waren so verschieden von denen Rengels und so mannigfaltig, daß es mir zuerst schwer wurde, eine Erklärung zu finden, die im Einklang stand mit den Erklärungen, die Rengel und andre Autoren für ihre Bilder geben.

Vermutet man im Mitteldarm des *Claviger testaceus* ein schön ausgebildetes, einschichtiges, das Darmlumen begrenzendes Cylinderepithel, wie es sich bei Carabiden, Dytisciden, Tenebrioniden, Chrysomeliden und vielen andern vorfindet — ich weise hin auf die Abbildungen bei Rengel (1898, Fig. 1 oder 4) für *Hydrophilus*, bei Möbusz (1897, Fig. 8, 10, 11) für die *Anthrenus*-Larve, und bei Sedlaczek (1902, Fig. 13—15) für *Myelophilus minor* und *Tomicus sexdentatus*, so wird man vergeblich danach suchen. Die Mehrzahl der Bilder zeigt eine große Menge eng aneinander gedrängter Divertikel, die gegen das Darmlumen keinen Zwischenraum zwischen einander lassen, distal aber etwas auseinander weichen und angefüllt sind mit Secrettropfen, unter die sich ein dunkler gefärbtes Protoplasma mischt (Taf. XI[a], Fig. 16). In dem dem Darmlumen zugewendeten Teile dieser Divertikel kann man keine festen Zellgrenzen konstatieren; diese treten distalwärts zunächst unbestimmt auf, nehmen weiter distalwärts bestimmtere Formen an und gehen über in den am distalen Pol des Divertikels gelegenen Regenerationsherd (*RH*). Wir kennen ihn schon aus der Rengelschen Arbeit, er dokumentiert sich durch mitotische Kernteilungsfiguren (Taf. XI[1], Fig. 15

und 17 *Mit*). Bisweilen sind in ihm keine Zellgrenzen nachzuweisen, wie Rengel auch für *Hydrophilus* angibt (Taf. XI[a], Fig. 16 Mitte), öfters aber ist er mit deutlichen polygonalen Zellen, die etwas auseinander weichen angefüllt (Taf. XI[a], Fig. 16 die beiden seitlichen Divertikel).

Es ist auch eine deutlich ausgebildete Membrana propria vorhanden (Taf. XI[a], Fig. 16 *mp*), auf der die Zellen der Regenerationscrypten und ein Teil der Zellen mit ausgeprägten Grenzen ruhen. In dem Regenerationsherd findet eine ununterbrochene Zellteilung statt; die neuen Zellen schieben die älteren vorwärts, und dort, wo sich die Zellen zweier solcher Zonen berühren, schieben sie sich durch gegenseitigen Druck aneinander in die Höhe; dabei lösen sie sich von der Membrana propria los, und so kommt es, daß man diese nicht auf der Grenze zwischen zwei Divertikeln findet. Die Tatsache, daß die Epithelzellen des Darmes bei *Hydrophilus* an ihrer Basis eine Chitinmembran abscheiden, veranlaßte mich, genau zu untersuchen, ob sich bei *Claviger* etwas ähnliches findet; das Resultat war gänzlich negativ: es findet sich keine Membran, die den Zellen als Stütze dient, wenn sie von der Membrana propria losgelöst sind; sie liegen direkt mit ihren Zellmembranen aneinander an. Weiter unten wird sich zeigen, daß dieser Tatsache noch eine besondere Bedeutung zukommt.

Die Untersuchung der Vorgänge im Divertikel lehrt weiterhin, daß in den Zellen bei dem Abrücken von dem Regenerationscentrum feine Tropfen eines Secrets (*Tr*) auftreten, das auch das Innere des Divertikels vollständig erfüllt. Auch sind nie feste Zellgrenzen nach dem Innern des Divertikels zu erkennbar — kontinuierlich geht der Zellinhalt in das Gemenge über, das jenes erfüllt. Gegen das Darmlumen zerfallen die Zellen; sie zerfließen förmlich, jede Zellgrenze verwischt sich, und selbst der Zellkern degeneriert (*K'*), er zeigt keine Chromatinstruktur mehr, und präsentiert sich bei Hämatoxylinfärbung als ein rundes schwarzes Gebilde. Bisweilen zerfällt er sogar in kleine Brocken. Dieses Gemenge von Secrettropfen und Zerfallsprodukten der Zellen erfüllt das Divertikel und ergießt sich ununterbrochen in das Darmlumen, um hier zur Verdauung beizutragen. Petrunkewitzsch (1900) glaubt, daß die Divertikel lediglich eine secretorische Bedeutung haben. Nach ihm erfolgt die Resorption der für das Tier brauchbaren Säfte durch die Tracheen, die sich zwischen die Divertikel einschieben. Da Fütterungsversuche, die ich bei *Claviger* anstellte, nicht den gewünschten Erfolg hatten, kann ich hierüber keine Angaben machen, doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß eine Diffusion dieser Säfte in die Leibeshöhle durch die Membrana propria erfolgt, die auf

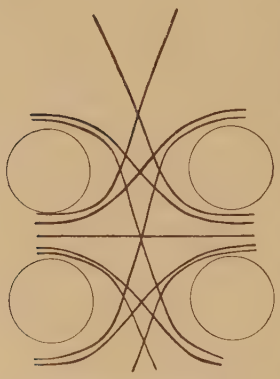
gewissen noch näher zu bezeichnenden Stadien (Taf. XI[a], Fig. 13 und 17 *mp*) ohne Zellenbelag ist, und eine nur sehr dünne Scheidewand zwischen Darmlumen und Leibeshöhle darstellt. Wäre sie chitinig, so wäre eine solche Durchlässigkeit derselben unwahrscheinlich; sie löst sich aber in Kalilauge vollständig auf, wird also nicht aus Chitin bestehen und einer Diffusion kein mechanisches Hindernis bieten.

Wie aus den vorhergehenden Darlegungen erhellt, findet sich bei *Claviger* eine kontinuierliche Secretion, wie auch bei andern Käfern, aber mit dem Unterschiede, daß die verbrauchten Zellen allmählich abgestoßen werden. Bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius* gibt es nach Rengel (1898) nur eine periodische, plötzliche Abstoßung sämtlicher verbrauchter Zellen.

Ich fand nun, daß sich bei *Claviger* neben der allmählichen Abstoßung einzelner Zellen zu bestimmten Zeiten eine Abstoßung sämtlicher secernierender Zellen findet.

Ehe wir uns aber der Schilderung dieser Verhältnisse zuwenden können, müssen wir der Muskulatur des Mitteldarmes gedenken.

Diese ist bei *Claviger* nicht minder kompliziert als bei *Hydrophilus*, für den Rengel (1898) eine innere zarte Längsmuskelschicht, eine derbe Lage von Ringmuskeln und eine etwas entfernt liegende äußere Längsmuskelschicht gefunden hat. Der Umstand, daß er gerade über die Muscularis zu andern Resultaten gelangt als Bizzozero (1893) und Vangel (1886), die denselben Gegenstand vor ihm behandelten, zeigt, wie schwierig es ist, sich ein klares Bild über den Verlauf der Muskeln zu machen. Man ist zunächst geneigt bei *Claviger* ebenfalls eine innere Längs- und über dieser eine Ringmuskulatur anzunehmen, wenn man die Muscularis auf Schnittserien verfolgt. Flächenpräparate zeigen aber, daß die inneren Muskeln ein Netzwerk bilden, wie es Textfig. 23 zeigt, von dem die Divertikel außen förmlich umschnürt werden. Auf Schnitten erhält man durch diese Muscularis bald Längs-, bald Querschnitte, und kommt so zu der falschen Annahme, daß es sich um Ring- und Längsmuskeln handle (Taf. XI[a], Fig. 13—17 *im*).



Textfig. 23.
Schema der inneren Muskulatur des Mitteldarmes.

Zu diesen gesellen sich äußere Längsmuskeln (Taf. XI[a], Fig. 13—17 *lm*). Man findet sie nie zwischen den Divertikeln, sie liegen vielmehr immer dem distalen Pol derselben auf. Sie unterscheiden sich also in

ihrer Lage von denen des *Hydrophilus*, und auch ihre Funktion ist eine völlig andre als bei jenem Käfer, von der Rengel sagt: »Es will mir scheinen, als ob die ganze Aufgabe des äußeren Längsmuskelsystems darin bestehe, daß es berufen ist, bei der periodischen Abstoßung des Mitteldarmepithels und der Hereinschiebung der Divertikel in das Darmlumen behufs Auskleidung des Mitteldarmes mit neuem Epithel eine hervorragende Rolle zu spielen« (1898, S. 449). Er schildert dann ganz ausführlich die Verschiebung in der Lagebeziehung zwischen Divertikel und Längsmuskeln bei der Kontraktion der Ringmuskeln und die Funktion der Längsmuskeln bei Abstoßung des Epithels. Bei *Claviger* fand ich, daß hierbei die Netzmuskeln wirksam sind, während die Längsmuskeln lediglich die peristaltischen Bewegungen des Darmes besorgen; dadurch, daß sie am Proventrikel anfassen und auf das Proctodäum übergreifen, scheinen sie besonders dazu geeignet zu sein. Bei *Hydrophilus* besorgen, wie schon oben bemerkt wurde, die beiden inneren Muskelschichten die peristaltischen Bewegungen: bei *Claviger* würden sie infolge ihrer netzförmigen Anordnung einander entgegenarbeiten.

Nachdem wir uns eine Kenntnis der Muskulatur verschafft haben, kehren wir zu den Zellen zurück, die den Darm auskleiden.

Bei einem Tier, das im August konserviert worden ist, finden wir im Mesenteron überhaupt keine Divertikel (Taf. XI[a], Fig. 13). Auf der Membrana propria, die ganz leicht ausgebuchtet ist, sitzen in Abständen die Regenerationsherde (*RH*), die secernierenden Zellen fehlen fast vollständig, und zwischen je zwei solchen Zellkomplexen verläuft die Membrana propria (*mp*) ohne jeden Zellbelag. Zwischen ihr und der Längsmuskulatur (*lm*) erkennen wir die schräg angeschnittenen Muskeln des Netzmuskelwerkes (*im*). Wir haben es hier mit einem Stadium zu tun, das uns weiter unten noch einmal beschäftigen wird; es ist jenes, in dem soeben alle durch Secretion erschöpften Zellen abgestoßen worden sind, die wir als wurstförmige Masse, in der wir aber noch deutlich die Chromatinbrocken der Kerne und die Tropfen des Secretes bemerken können, im Darmlumen liegen sehen.

Was geschieht nun weiter? Ein andres Tier gibt uns darüber Aufschluß. In dem Regenerationsherd sind die Zellen in ununterbrochener Teilung begriffen; die neuen Zellen breiten sich auf der Membrana propria aus, bis sie sich mit denen benachbarter Gruppen berühren (Taf. XI[a], Fig. 14). Jede macht jetzt noch den Eindruck einer Knospe; wie die Blumenblätter in einer solchen sind die Zellen zusammengefaltet, und über dem Ganzen lagert nach dem Darmlumen zu eine fein

granulierte Substanz (*RS*) — offenbar Reste des Produktes der vorhergegangenen Secretionsperiode.

Die Zellen werden immer zahlreicher. Auf der Membrana propria haben sie keinen Platz mehr, und sie beginnen sich aneinander hochzuschieben (Taf. XI[a], Fig. 15) (vgl. S. 353). Gleichzeitig fangen auch die Muskeln des Netzwerkes an, sich langsam zu kontrahieren, und da sie um die Regenerationsherde herumgelagert sind, zeigt der Darm jetzt auch nach außen schon kräftigere Ausbuchtungen als in den beiden vorausgehenden Stadien. Im Innern der Zellen erscheinen die ersten zunächst recht kleinen Secrettropfen, von denen bereits einige in das Darmlumen entleert werden. — Auf diesem Stadium sah ich auch bei zwei Tieren den »Stäbchensaum« (*SS*), den alle Autoren erwähnen und über den von jeher die lebhafteste Meinungsverschiedenheit geherrscht hat. Die Ansicht, daß er aus Chitin bestehe, um die Darmzellen gegen Verletzung durch harte Nahrungspartikelchen zu schützen — von Adlerz (1890), Vangel (1886), Beauregard (1885) u. a. vertreten —, ist dadurch widerlegt, daß sich der Mitteldarm stets in KOH völlig auflöst — und auch die Ansicht Mingazzinis (1890), daß es Cilien seien, an welchen langsame aktive Bewegungen wahrzunehmen seien, ist nicht unwidersprochen geblieben. Möbusz findet den Stäbchensaum auch, kann aber »zur Lösung dieser Streitfrage nichts beitragen. Der Saum kann übrigens, namentlich an alternden Zellen, zuweilen fehlen«. Bei *Claviger* fehlt er sogar oft, und wo er vorhanden ist, erstreckt er sich nicht über den ganzen Mitteldarm, sondern geht unmittelbar in die granulierte Substanz über, die ich weiter oben als zurückgebliebenes Secret deutete (Taf. XI[a], Fig. 14, 15). Ich bin der Meinung, daß er nur eine besondere Anordnung dieses Secretes darstellt, und diese Ansicht wird dadurch gestärkt, daß ich mehrmals in Secrettropfen, die sich noch gar nicht in das Darmlumen entleert hatten, eine Struktur fand, die dem Stäbchensaum völlig glich, und die ich auf Taf. XI[a], Fig. 15 *St.F* abbilde.

Je mehr Zellen von dem Regenerationsherd aus nachgeschoben werden, je lebhafter die Secretion dieser Zellen ist, desto häufiger wird auch die Schicht des zurückgebliebenen Secrets durchbrochen, bis sie schließlich gänzlich schwindet. Dieses Stadium zeigt Taf. XI[a], Fig. 16. Die ältesten Zellen zerfallen vollständig und werden abgestoßen, neue treten an ihre Stelle: wir befinden uns völlig in der Periode der allmählichen Abstoßung und des Ersatzes der Zellen, wie sie oben geschildert wurde, die wahrscheinlich einige Zeit andauert.

Einmal aber hört der Zellersatz auf: bis herab an die Grenze des Regenerationsherdes zerfallen sämtliche Zellen und Kerne (Taf. XI[a],

Fig. 17). Die Divertikel sind jetzt angefüllt mit den Secrettropfen, die wir auch auf den andern Bildern fanden; daneben fallen dunkler gefärbte ovale Gebilde auf, die man für degeneriertes Protoplasma der Zellen halten muß, denen sie in ihrer Lage — sie sind wie jene schräg zur senkrechten Achse des Divertikels gestellt — entsprechen. In ihnen finden sich die schwarz gefärbten Brocken des gleichfalls degenerierten Chromatins (*K'*). Neben diesen Vorgängen im Innern des Divertikels läuft eine starke Zusammenziehung des Netzmuskelwerkes her, durch die die Regenerationsherde von dem andern Teile des Divertikels förmlich durch eine Einschnürung getrennt werden. Die Wirkung dieses Muskeldruckes ist so stark, daß auch die einzelnen Divertikel, die sich bisher aneinander anschmiegten, voneinander getrennt werden und nun isoliert ins Darmlumen hineinragen oder sich an benachbarte etwas anlehnen, wie es auf Taf. XI[a], Fig. 17 dargestellt ist. Es leuchtet ein, daß die Divertikel durch diese Auseinanderreißung ihre Stützen verlieren. Bedenkt man weiter, daß auch in ihrem Innern eine weitgehende Zersetzung der Zellmembranen stattgefunden hat, so wird man zugeben, daß das Divertikel jetzt ein recht gebrechliches Ding geworden ist, das durch mechanische Einwirkung leicht zerrissen werden kann. Und diese Zerreißung erfolgt auch wirklich, nämlich an der Grenze zwischen Regenerationsherd und den Zerfallsprodukten durch eine verstärkte Kontraktion der Netzmuskeln. Damit ist die Abstoßung der verbrauchten Zellen vollendet. Die Muskulatur streckt sich wieder, und wir gelangen zu dem Stadium zurück, das Taf. XI[a], Fig. 13 darstellt, von dem wir bei unsern Betrachtungen ausgingen.

Ein Beweis für die angegebenen Vorgänge würde es sein, wenn es gelänge, durch Messungen nachzuweisen, daß der Mitteldarm in dem letzten Stadium eine bedeutende Verkürzung gegen das erstere erfahren hat. Rengel (1898) versuchte für *Hydrophilus* ähnliche Messungen, kam aber zu keinem Resultat, da sich »an einem Individuum nur ein Entwicklungsstadium beobachten läßt, und da die ganzen Käfer ebenso wie ihre einzelnen Organe in bezug auf die Größe außerordentlichen Schwankungen unterworfen sind« (S. 451). Mit Mittelwerten hat er nicht operiert, da er sich davon keinen großen Erfolg versprach. Indem ich davon ausging, daß, je größer der Käfer, desto größer auch sein Mitteldarm sein werde, versuchte ich es dennoch mit Mittelwerten. Ich nahm als Einheit die Länge des Mitteldarmes und setzte sie in Beziehung zur Länge des ganzen Tieres, führte diese Messungen für zehn Exemplare vom Stadium (Taf. XI[a], Fig. 17) und für zehn Exemplare vom Stadium (Taf. XI[a], Fig. 14) (Stadium Taf. XI[a], Fig. 13 bekam ich zu selten) aus,

und zog aus diesen Zahlen den Mittelwert und fand so, daß sich der Mitteldarm zum ganzen Tier verhält

nach der Abstoßung wie 1 : 2,56,
vor der Abstoßung wie 1 : 3,42.

Die Verkürzung durch die Kontraktion der Muskeln ist also eine ganz bedeutende!

Über die Zeit, in welcher ein einmaliger solcher Cyclus sich vollzieht, möchte ich es nicht wagen, bestimmte Angaben zu machen, da man ja stets an einem Tier nur ein Stadium beobachten kann. Fängt man den Käfer im Mai zur Zeit der Geschlechtstätigkeit und des lebhaftesten Stoffwechsels, und konserviert ihn sofort im Freien, damit er nicht erst eine Hungerperiode im künstlichen Nest durchmachen muß, so bekommt man fast stets die Bilder wie sie auf Taf. XI[a], Fig. 16 und 17 dargestellt sind, und dasselbe gilt, wenn man den Käfer im Nest mit vielen Larven der Wirtsameise hält und reichlich füttert. Entweder findet nun die Abstoßung sehr selten statt, oder der Wiederaufbau der Divertikel ist ein äußerst rapider, doch widerspricht dem, daß man mitotische Figuren nur selten findet. Eine Beobachtung macht es mir wahrscheinlich, daß die Abstoßung nur durch besondere Umstände bedingt wird: durch Hunger und ungünstige Lebensbedingungen. Findet der Käfer im künstlichen Nest keine Larven, denen er den Nahrungstropfen stehlen kann (vgl. S. 374) und auch sonst keine Nahrung, oder befindet er sich in der winterlichen Ruheperiode, so sind die auf Taf. XI[a], Fig. 13, 14, 15 dargestellten Stadien viel häufiger, und ich verdanke fast meine sämtlichen Präparate solchen Exemplaren.

Wir kommen also zu dem Resultat: bei *Claviger testaceus* findet im Mitteldarm eine Secretion statt, durch die die secernierenden Zellen erschöpft werden. Sie werden nach und nach abgestoßen und durch neue ersetzt. Zu gewissen Zeiten erfolgt neben dieser allmählichen Abstoßung eine solche sämtlicher secernierender Zellen, die vielleicht durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird.

Der Gedanke, daß diese noch nicht beobachteten Vorgänge eine durch die Lebensweise bedingte Eigentümlichkeit des Käfers seien, gab Veranlassung andre Ameisengäste zum Vergleich heranzuziehen. Bei *Lomechusa strumosa*, *Atemeles emarginatus* und *Hetaerius ferugineus* lagen jedoch andre Verhältnisse vor, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, und ich wandte mich den nahe verwandten Formen unter den Pselaphiden zu, die nicht myrmecophil sind. Wie schon im Stomodäum, so fand ich auch hier wieder große Übereinstimmung zwischen *Claviger testaceus*, *Bryaxis haematica* und *Euplectus nanus*. Letztere

gaben nur Bilder, die völlig denen bei *Claviger* entsprechen, wie sie Taf. XI[a], Fig. 14 und 17 darstellen. Da diese Anfang und Ende der Reihe bedeuten, so kann man wohl mit Recht annehmen, daß sich auch die zwischenliegenden finden werden, die ich nicht zu Gesicht bekam, da mir von diesen Tieren keine so große Zahl von Präparaten zur Verfügung standen, wie von *Claviger*. Ein Unterschied bestand nur insofern, als die Divertikel bei *Claviger* breiter sind, so daß man auf einem Querschnitt deren 12—13 antrifft, während man bei *Bryaxis haematica* 17—18 findet.

Bedenkt man, daß der Darm beider Tiere in so komplizierten Funktionen übereinstimmt, so ist man nicht geneigt, die Verminderung der Zahl der Darmdivertikel für eine Rückbildung zu halten — man kommt vielmehr zu dem Schluß, daß der Mitteldarm ebenso wie das Stomodäum des *Claviger* genau so vollständig funktioniert, wie der seiner nahen Verwandten, die nicht im Ameisenstaate leben.

Das Proctodäum ist ähnlich wie das Stomodäum ectodermalen Ursprunges, und ähnelt darum diesem histologisch sehr, worauf schon früher von Forschern hingewiesen wurde. Es ist in Rectum und Colon geteilt, die histologisch keine Unterschiede aufweisen und macht den Eindruck eines dünnwandigen, zweiteiligen Schlauches, dem keine andre Funktion zukommt als die Defäkation. Man unterscheidet an ihm eine Längsmuskulatur, unter dieser eine Ringmuskulatur, die vor der Mündung in die Cloake einen Sphincter formiert, die Basalmembran und Epithel, das wiederum sehr flach gedrückt erscheint und keine deutlichen Zellgrenzen erkennen läßt. Die chitinige Intima ist in starke Falten gelegt, denen das Epithel folgt. Bei *Bryaxis haematica* finden sich ganz die gleichen Verhältnisse, so daß auch hier keine Abweichung zu konstatieren ist.

Malpighische Gefäße finden sich vier, von denen sich wieder je zwei zu einem Gefäß vereinigen, ehe sie an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm in den Darmtractus einmünden.

In die Cloake münden eine ganze Anzahl von Drüsen; zunächst Drüsen vom Typus der Schmierdrüsen (Textfig. 8), deren Lage (Taf. XI[a], Fig. 11 *SD*) angibt. Sie sind beiden Geschlechtern eigentümlich. Da keine Gelenke an dieser Stelle vorhanden sind, die sie durch ihr Secret beweglicher machen könnten, so vermute ich, daß sie eine ähnliche Funktion haben wie die Stinkdrüsen der Carabiden und Dytisciden (Dierckx 1899), mit denen sie freilich morphologisch nicht verglichen werden können.

Ebenfalls beiden Geschlechtern kommen Drüsen vom Typus der

Hautdrüsen (Taf. XI, Fig. 5) zu, die ihr Secret dorsal von der Mündung des Geschlechtsapparates in die Cloake ergießen (Taf. XI[a], Fig. 11 *D'*).

D. Geschlechtsapparat.

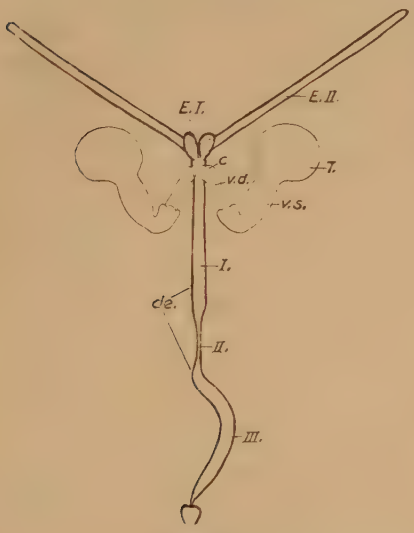
a. Der männliche Geschlechtsapparat.

Über den männlichen Geschlechtsapparat geben die alten Arbeiten von Dufour (1825), Suckow (1828) und Burmeister (1832) sehr wichtige Aufschlüsse, doch ist es recht kompliziert, sich durch sie durchzufinden, da »man damals für das männliche Genitalsystem der Coleopteren, das ja bekanntlich in unglaublicher Mannigfaltigkeit auftritt, noch keinen einheitlichen Gesichtspunkt kannte. Man beschrieb daher jede Form für sich, ohne Vergleich mit andern Systemen, was auch zahlreiche verschiedene Bezeichnungen für morphologisch gleichwertige Organe zur Folge hatte« (Escherich 1894 b). In diese Verwirrung bringt Palméns Arbeit: »Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten« (1884) Ordnung. Er findet, daß sich auf Grund der ectodermalen oder entodermalen Herkunft der Organe bestimmte Schemata des Genitalsystems aufstellen lassen. Auf dieser Arbeit baut Escherich (1894 a) weiter und zeigt, daß außer dem Ductus ejaculatorius noch ein Teil der Anhangsdrüsen ectodermaler Herkunft ist. Er ist demgemäß in der Lage, das große Heer der Anhangsdrüsen in zwei Gruppen teilen zu können, in die ectodermalen (Ectadenien) und in die mesodermalen (Mesadenien). Die Organe des Mesoderms bezeichnet er als primäre, die des Ectoderms als sekundäre Geschlechtsorgane. Bei meinen Untersuchungen über die Drüsen des *Claviger* drängten sich mir die Drüsenbilder des männlichen Geschlechtsapparates förmlich auf. Wenn man bei ihnen auch keine durch die Lebensweise bedingten Umbildungen erwarten kann, so sei es mir doch erlaubt ihrer hier Erwähnung zu tun, zumal da sich in der Literatur noch keine Angabe über sie findet.

Der Hoden zeigt sich bei der Präparation als ein opalisierendes Bläschen, das sich auf Schnitten aus einer größeren Anzahl dicht aneinander gedrängter Blindschläuche (18—20 auf einen Querschnitt) zusammengesetzt erweist, die radiär angeordnet sind und sich in einem gemeinsamen starken Sammelkanal vereinigen. Die Spermatogonien liegen in dem peripheren Teil der Blindschläuche, die in ihrem nach innen gerichteten Teil mit fertigen Spermatozoen vollgestopft sind. Eine bindegewebige Hülle umgibt alle diese Schläuche und vereinigt sie zu einem bläschenartigen Gebilde, an dem keine Muscularis nachweisbar ist.

Auffallende Verschiedenheit von den bisher beschriebenen Formen zeigt das Vas deferens. Es zerfällt in zwei histologisch scharf voneinander unterschiedene Abschnitte, nämlich in die Vesicula seminalis und das Vas deferens bis zu seinem Eintritt in den Ductus ejaculatorius.

Die Vesicula seminalis (Textfig. 24 *vs*) setzt unmittelbar an dem Hoden an (Textfig. 24 *T*), ist also mit diesem nicht, wie bei andern Formen, durch einen Teil des Vas deferens verbunden. Man könnte geneigt sein, sie für einen Teil des Hodens zu halten, doch steht dem einmal ihre histologische Beschaffenheit entgegen, dann aber auch das völlige Fehlen eines Organs, das man in diesem Falle für eine Vesicula seminalis ansprechen könnte. Nur eine leichte Einschnürung markiert den Übergang des Hodens in dieses Gebilde, an dem man eine



Textfig. 24.

Schema des ♂ Geschlechtsapparates; die sekundären Geschlechtsorgane sind stark gezeichnet.

Textfig. 25.

Querschnitt durch die Vesicula seminalis.

Ringmuskulatur (Textfig. 25 *rm*), die Membrana propria (*mp*) und einen Epithelbelag (*ep*) aus annähernd kubischen Zellen unterscheidet. Es liegt zu $^3/_4$ seiner Länge in der Längsachse des Tieres von vorn nach hinten gerichtet, um dann plötzlich umzukehren und in der entgegengesetzten Richtung zu verlaufen. An ihrem Übergang ins Vas deferens zeigt die Vesicula seminalis fünf nicht ganz gleiche bauchige Anschwellungen, wie sie Textfig. 25 im Querschnitt zeigt, in die das Vas deferens wie in einen Kelch eingesenkt erscheint. Eine drüsige Funktion kommt den Epithelzellen der Vesicula seminalis nicht zu.

Die hohen cylindrischen Epithelzellen des Vas deferens (Textfig. 24 *vd*) jedoch secernieren stets sehr stark und erfüllen den ganzen Hohlraum des Gefäßes mit einem stark färbbaren Secret. Es gibt drei

deutlich voneinander unterschiedene Abschnitte im Vas deferens. Der Teil, der unmittelbar auf die Vesicula seminalis folgt (Taf. XI, Fig. 8*a*), besteht aus hohem cylindrischen Epithel, das überaus fein und gleichmäßig granuliert ist und sich ebenso wie sein Secret stark mit Hämatoxylin färbt. Die in Taf. XI, Fig. 8 mit *b* bezeichneten Zellen färben sich dagegen fast gar nicht mit Hämatoxylin, nehmen aber sehr begierig Eosin auf; auch das von ihnen ausgeschiedene Secret färbt sich stark mit Eosin, und auf einem Schnitt mit Doppelfärbung Hämatoxylin-Eosin erkennt man in dem Abschnitt *b* nebeneinander das mit Hämatoxylin färbbare und das eosinophile Secret, die sich aber späterhin miteinander mischen. Die Zellen des Abschnittes *b* sind sehr verschieden gestaltet (Taf. XI, Fig. 9); indem die einen platt gedrückt, die dazwischen liegenden aber sehr verlängert sind, bilden sich zwei bläschenförmige Räume, die vielleicht dazu bestimmt sind, die Spermatozoen zu abgemessenen Portionen zusammenzuballen. Diese Zellen zeigen eine schaumige Struktur (Taf. XI, Fig. 9*b*).

Der in der Textfig. 24 mit *c* bezeichnete Abschnitt ist schon bei der Präparation unter der Lupe auffällig. Er bildet ein deutlich abgesetztes Bläschen an der Mündung des Vas deferens in den Ductus ejaculatorius; auf Schnitten zeigt er sich von derselben histologischen Beschaffenheit, wie der Abschnitt *a*.

Der Transport der Spermatozoen im Vas deferens wird durch eine feine Längsmuskulatur besorgt (Taf. XI, Fig. 8 und 9 *lm*).

Die bisher beschriebenen Organe sind primäre Geschlechtsorgane, um die Bezeichnung Escherichs anzuwenden. Zu ihnen gesellen sich als sekundäre der Ductus ejaculatorius und zwei Paar von Ectadenien (Textfig. 24 sekundäre stärker gezeichnet).

Die beiden Ectadenien unterscheiden sich voneinander nur durch ihre Ausdehnung; wie Textfig. 24 zeigt, ist die eine (*E.II*) sehr lang, während die andre (*E.I*) bedeutend kürzer ist. Die folgende histologische Beschreibung gilt für beide gleichmäßig. Bei der Präparation unter der Lupe fällt uns die größere sofort auf, wenn wir das Abdomen ventral öffnen, und da sie sich vielfach aufknäuelt und um alle andern Organe herumschlingt, bereitet sie der Präparation einige Schwierigkeit. Ihr Lumen zeigt perlschnurartige Kammerung (Taf. XI, Fig. 6), von der man sich am besten an einem mit Glyzerin oder Nelkenöl aufgehellten Präparat überzeugt. Ein Querschnitt durch eine dieser Kammern gibt folgendes Bild (Taf. XI, Fig. 6): eine überaus feine Längsmuskulatur (*lm*) bildet den äußeren Belag dieser Drüsen, auf sie folgt die Membrana propria (*mp*) und auf diese die ungleich großen Epithel-

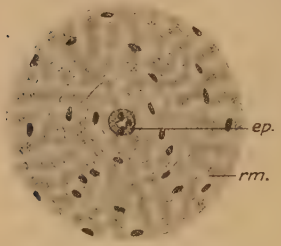
zellen (*ep*). Die chitinige Intima (*I*) wurde mit KOH isoliert — auf Querschnitten ist sie ebenfalls mehr oder minder deutlich zu erkennen.

Die kleine Drüse zeigt keine solche Kammerung; sie besteht gewissermaßen nur aus einer einzigen solchen Kammer, wie sie die große Ectadenie zusammensetzen, von der sie sich sonst nicht unterscheidet.

Eine auffallende Verschiedenheit zeigt das Secret der Ectadenien und das Vas deferens. Im letzteren bietet sich dem Beschauer immer das gleiche Bild (Taf. XI, Fig. 9): eine ununterbrochene Secretion in feinen dicht gedrängten Strahlen, die sich in der Färbung kaum von der Zelle, die sie produziert, unterscheiden. In den Ectadenien dagegen erfolgt keine ununterbrochene Secretion. Das Secret tritt aus den Zellen tröpfchenweise hervor (Taf. XI, Fig. 6*a* und 7), so daß man ein von jenem völlig verschiedenes Bild erhält. Dann verteilt es sich in dem Lumen, das es schaumig (Taf. XI, Fig. 6 *b*) oder als feinkörnige Masse (*c*) erfüllt. Die Tröpfchen sind mit Hämatoxylin sehr stark färbbar. Diese Verschiedenheit der Secretion suche ich mir daraus zu erklären, daß das Secret im Vas deferens ungehindert aus den Zellen austreten kann, während diesem Prozeß in den Ectadenien die chitinige Auskleidung derselben einigen Widerstand entgegensetzt. Bei der Feinheit dieser Intima sind mir vielleicht Poren entgangen, die sie durchsetzen. In den Ectadenien von *Carabus morbillosus* findet Escherich (1894 a) Regenerationszellen, die bestimmt sind, die durch die Secretion erschöpften Zellen zu ersetzen. Der Vorgang erinnert stark an die Regeneration des Epithels des Mitteldarmes, wie sie sich Frenzel (1885) vorstellte — bei *Claviger* konnte ich in keiner der Drüsen irgendwelche Zellen feststellen, die einen derartigen Ersatz bewirken könnten.

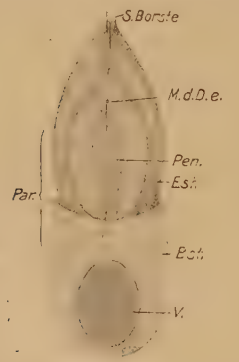
Dem Ductus ejaculatorius (Textfig. 24 *de*) geht eine drüsige Natur völlig ab; sonderbar ist seine Gliederung in zwei histologisch sehr verschiedene Teile. Von der Vereinigung der Drüsen aus läuft er analwärts bis ins letzte Abdominalsegment als ein durch hohe Epithelzellen ausgezeichnetes Organ (Taf. XI, Fig. 8 *de*, Textfig. 24 *I*); er zeigt eine Längsmuskulatur (*lm*), eine Ringmuskulatur (*rm*), die Basalmembran (*mp*) und eine starke chitinige Intima (*I*). Im letzten und vorletzten Abdominalsegment verschlingt er sich mehrmals schleifenförmig, kehrt um und verstreicht in mehrfachen Windungen nach dem Penis zu; in der Schleife verengt er sich auf ein Drittel seines Durchmessers (Textfig. 24 *II*), um ihn bei dem Austritt aus der Schleife wieder zu erlangen (Textfig. 24 *III*). Mit dieser Verengerung des Ductus ejaculatorius geht eine histologische Veränderung Hand in Hand: die Längsmuskulatur verschwindet, die Ringmuskulatur dagegen bildet sich recht kräftig aus.

In seinem ganzen weiteren Verlauf besteht der Ductus ejaculatorius aus einer dicken Schicht von Ringmuskeln (Textfig. 26 *rm*), das Epithel (*ep*) verschwindet fast, und das Lumen des Ganges wird auf ein Minimum eingeengt. Diese Muskulatur muß dem Tiere ein energisches Ausstoßen des Spermas ermöglichen. Kurz vor dem Eintritt in den Penis schwindet sie, und der Ductus ejaculatorius macht hier den Eindruck eines sehr zarten Schlauches.



Textfig. 26.
Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius.

Den Copulationsapparat hat Verhoeff (1893) für eine große Anzahl von Käfern beschrieben, und von andern (Escherich 1894 b) sind seine Untersuchungen vervollständigt worden. Bei dem systematischen Wert, der ihm nach jenen zugeschrieben wird, mag hier die Beschreibung des Penis von *Claviger testaceus* folgen. Er gehört zu den komplizierteren, da bei ihm die Parameren (Textfig. 27 *Par*) in zwei Teile abgesetzt sind; das Basalstück ist verwachsen, doch zeigt sich dorsal und ventral je eine etwas eingesenkte Platte, die durch Einfaltung und starke Verdünnung des Chitins gegen das Basalstück nach demselben Prinzip beweglich gemacht ist, wie die einzelnen Körpersegmente gegeneinander. Textfig. 27 *V* zeigt die ventrale Platte. Die gelenkig



Textfig. 27.
Copulationsapparat von unten gesehen.

Textfig. 28.
Copulationsapparat von der Seite gesehen.

mit dem Basalstück verbundenen Endstücke (Textfig. 27 und 28 *Est*) sind nur an der Spitze miteinander verwachsen. Ventral werden sie durch eine feine Chitinlamelle zusammengehalten, durch die der Penis mündet, der den Ductus ejaculatorius nicht umschließt. Das Basalstück

ist erfüllt von Muskeln, die bestimmt sind, die beiden oben erwähnten Chitinplatten zu bewegen. An der Spitze der Endstücke steht jederseits eine Sinnesborste, die sich in der Innervation nicht von denen des übrigen Körpers unterscheidet. An dem etwas verbreiterten Basalstück sitzt beiderseitig ein Muskel an (Textfig. 28 *Musc*), der vermöge seiner Lage nur dazu bestimmt sein kann, den Penis zurückzuziehen, die Ausstülpung muß durch den Druck des Spermas erfolgen, da ein Muskel, der dieses Geschäft besorgen könnte, nicht vorhanden ist.

Im Copulationsorgan selbst fand ich keine der Drüsen, die sonst unter dem Chitin des ganzen Körpers in auffallender Menge verteilt sind, doch muß im Anschluß an das männliche Genitalsystem eines Drüsenbüschels Erwähnung getan werden, das sich zwischen Penis und Enddarm eindrängt. Es sind eine große Anzahl (etwa 75) einzelliger Drüsen, die sich zu einer Traube vereinigt haben und alle nach einer Stelle konvergieren (Taf. XI, Fig. 10, Textfig. 29). Wie bei den andern schon oben beschriebenen Drüsen ist auch hier das Protoplasma gegen den Rand zu dichter, und der Ausführungsgang ist in der Zelle selbst als Sammelkanal mit dem stark färbbaren Secret erfüllt. Von jenen unterscheiden sie sich aber wesentlich dadurch, daß sie einen Zellkern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Zelle (Taf. XI, Fig. 10 *KM* und Textfig. 30 *KM*) und einen Kern im Verlauf des Ausführganges (*K.A.G.*) zeigen. Bei Betrachtung der Myrmecophilendrüse I fanden wir ebenfalls einen Zellkern im Verlauf des Ausführganges (S. 333) und wiesen auf

Textfig. 29.

Querschnitt durch das Drüsenbüschel, dessen Ausführkanälchen in den Präputialsack münden.

Textfig. 30.

Eine einzelne Drüse aus dem Textfig. 29 abgebildeten Drüsenbüschel.

eine Angabe Dahls hin, der die gleiche Beobachtung bei *Saperda* machte. Dem sei noch hinzugefügt, daß C. Claus (1887) bei Untersuchung der Hautdrüsen eines Anisopoden *Apseudes Latreilli* Edw. in der zarten glashellen Plasmawand des Ausführganges stets einen kleinen Kern liegen sah, »welcher das ausführende Röhrchen als langgezogene durchbrochene Zelle erscheinen ließ«. Er bildet es auch in Fig. 37 ab, und man muß aus diesen Angaben schließen, daß diese Verhältnisse nichts Ungewöhnliches an sich haben. Anders scheint das mit dem Kern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Drüse zu sein, für die ich in der von mir gelesenen Literatur keine Parallele fand. Dierckx (1899) bringt Bilder von den Analdrüsen der Carabiden und Dytisciden, bei denen er Kerne zeichnet, die jenen bei *Claviger* in Taf. XI, Fig. 10 *KM* zu entsprechen scheinen. Im Text sagt er über ihre Bedeutung: »La cavité des acini chez l'*Omaseus* est limitée par un tapis de cellules petites, Fig. 3 *A*, *ép*, à noyau parfois contourné en fer à cheval et laissant entre elles des méats pour le passage des canalicules. Vu à plat sur les acini éclaircis à la potasse, ce tapis a l'aspect d'un réseau assez dense avec, aux nœuds, les pores de décharge des vésicules sécrétantes.« Hieraus erkennt man, daß die Verhältnisse bei diesen Tieren ganz andre sind, als bei *Claviger*. Bei *Omaseus* sowohl wie bei *Brachinus crepitans* handelt es sich um die epitheliale Auskleidung eines Hohlraumes — des gemeinsamen Sammelreservoirs der einzelnen Drüsen —, die kontinuierlich in die des großen Ausführkanals übergeht. Bei *Claviger* ist aber gar kein gemeinsamer Ausführungsgang vorhanden, die Drüsen münden jede für sich nach außen, es ist folglich auch kein allen Drüsen gemeinsames Sammelreservoir vorhanden, als dessen Epithel man die Zellen, zu denen die Kerne gehören, deuten könnte. Da der Sammelkanal dieselben durchsetzt, wie Textfig. 30 zeigt, so könnte man sie vielleicht für eine Stützzelle desselben halten.

Wie schon bemerkt, liegt diese von Drüsen gebildete Traube zwischen dem Darm und dem den Penis umschließenden Präputialsack, in den sich die Sammelkanälchen öffnen, die sich ebenso wie bei der Myrmecophilendrüse I eng aneinander geschmiegt haben und einen förmlichen Strang bilden. Es handelt sich hier um ein Drüsenbündel, das dem Männchen eigentümlich ist. Seine Funktion könnte eine zweifache sein: entweder scheidet es eine fettige Substanz aus, mit der der Penis geschmeidig gemacht wird, damit er leichter in die weiblichen Geschlechtsteile eingeführt werden kann, oder sie produzieren ähnlich wie die Duftvorrichtungen der männlichen Schmetterlinge ein geschlechtliches Reizmittel, das vor oder während der Begattung wirksam

ist (Freiling 1909). Zur Anlockung des andern Geschlechtes können sie kaum dienen, da beide Geschlechter stets in enger Gemeinschaft beisammen leben.

b. Der weibliche Geschlechtsapparat.

Bedeutend besser als über den männlichen Geschlechtsapparat der Käfer sind wir über den weiblichen unterrichtet. Die große Literatur die sich über denselben angesammelt hat, kann man bei Gross (1903) angegeben finden. Eine sehr auffallende Drüse, die ich am weiblichen Geschlechtsapparat bei *Claviger testaceus* fand, sowie der Umstand, daß derselbe noch nie einer Untersuchung unterworfen worden ist, mögen seine kurze Beschreibung an dieser Stelle berechtigt erscheinen lassen.

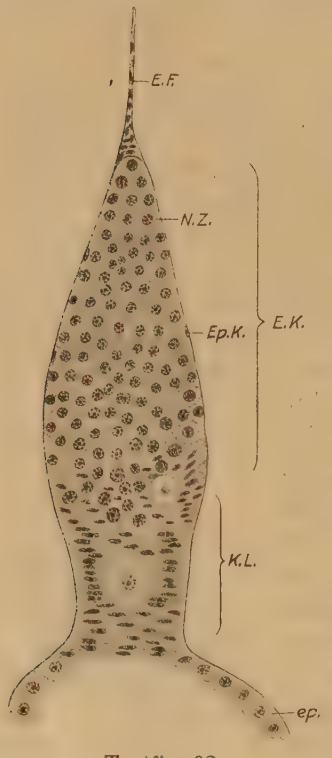
Das Ovar (Taf. XI[a], Fig. 11 *ov*) besteht beiderseits aus vier Eiröhren, die büschelig angeordnet sind. Jede dieser Eiröhren besteht aus mehreren Kammern, von denen sich gewöhnlich zwei äußerlich deutlich absetzen, einer endständigen Nährkammer, und dem als Aufhängeband dienenden Endfaden. Wir haben es also mit telotrophen Eiröhren, einer bei den Coleopteren ganz verbreiteten Form zu tun (Gross 1903). Polytrophe Eiröhren, d. h. solche, bei denen ein Eifach mit einem Fach dotterbildender Zellen abwechselt, finden sich nach Stein (1847) nur bei den Cicindeliden, Carabiden und Dytisciden. Die unterste Kammer einer jeden Eiröhre enthält im Juli ein fast völlig reifes Ei, während die darüberliegenden jüngere Entwicklungsstadien zeigen. Unter den Nährzellen fand ich solche, deren Kerne sich amitotisch teilten und eine charakteristische biskuitförmige Gestalt zeigten, sowie häufig Zellen mit zwei bis fünf Kernen, von denen ich einige abbilde (Textfig. 31). Angeregt durch die Untersuchungen von Gross und Köhler (1907), durchmusterte ich eine große Anzahl von Präparaten daraufhin, ob sich nicht irgendwo eine Zellteilung als Folge dieser Kernteilung konstatieren lassen würde. Der Erfolg war ein völlig negativer, und ich glaube für *Claviger testaceus* ebenso wie Köhler für die Hemipteren konstatieren zu können, »daß die Amitose im Follikelepithel und in der Endkammer nichts mit einer Vermehrung zu tun hat, sondern daß wir es hier mit einer reinen Differenzierungserscheinung zu tun haben. Das Ziel dieser Differenzierung

Textfig. 31.

Zellen aus der Endkammer mit mehreren Zellkernen und amitotischer Teilungsfigur.

liegt klar zutage. Es handelt sich um Vergrößerung der Kernoberfläche. Wir haben es mit Zellen zu tun, die befähigt werden sollen, intensiv zu arbeiten, sei es zu assimilieren, sei es zu secernieren. Bei allen diesen Prozessen ist nun der Kern das Centralorgan. Die Arbeitsfähigkeit des Kernes hängt aber von seiner Oberfläche ab, und diese kann so mehr vergrößert werden als durch einfaches Wachstum des Kernes.«

Gross (1903) meint, die Amitosen seien ein Zeichen dafür, daß die Zellen degenerieren. Das bestreitet Köhler, und den von ihm dagegen angeführten Gründen möchte ich noch beifügen, daß sich die Kerne dieser Zellen in nichts von denen solcher Zellen unterscheiden, die in vollster Lebensarbeit stehen. Die Kerne des Follikelepithels in der untersten Eikammer, das durch Secretion erschöpft ist, zeigen dagegen einen völligen Zerfall des Chromatins.



Textfig. 32.
Längsschnitt durch Endkammer und Keimlager.

Die Endkammer (Textfig. 32), die etwa halb so lang wie die ganze Eiröhre ist, zeigt in der Mitte eine kolbige Anschwellung. Sie besitzt einen schönen Endfaden (*EF*), der durch die Tunica propria deutlich von den Zellen in ihrem Innern geschieden ist. Zwischen den Kernen, die in ihm liegen, sind keine Zellgrenzen zu bemerken; sie gleichen völlig den Epithelkernen und sind am Grunde des Fadens quer gestellt, während sie sich im Endfaden selbst der Länge nach anordnen. Die Endkammer ist im oberen Ende von einer großen Zahl von Nährzellen (*NZ*) erfüllt, die ganz deutlich ausgebildete Zellgrenzen haben, die sich nach unten zu mehr und mehr verwischen, ohne aber zu verschwinden. Die Epithelkerne (*Ep.K*) kann man nur einzeln wandständig bemerken, zwischen den Nährzellen finden sie sich nicht.

Die Tunica propria geht unmittelbar von der Endkammer auf das Keimlager über (*KL*), das nicht sehr ausgedehnt ist und gewöhnlich

nur zwei Eianlagen erkennen läßt. Die von Gross beschriebenen Dotterstränge, die der Eianlage aus der Nährkammer die nötige Nährsubstanz zuführen, konnte ich nicht auffinden. Bei *Trichius fasciatus* konnte sie Gross ebenfalls nicht nachweisen, und er hält es deswegen nicht für ausgeschlossen, daß die Nährsubstanz aus der Endkammer durchsickert.

Von den fertigen Eiern kann ich nur feststellen, daß sie ein sehr zartes Chorion besitzen. Die ganze Eiröhre ist von einer feinen Längsmuskulatur überzogen, die sich auf den Endfaden fortsetzt.

Unter dem untersten Ei ist die Eiröhre zusammengeschnürt und erscheint dadurch gestielt. Das Epithel dieses Teiles, das nie Zeichen von Degeneration aufweist, zeigt dieselben charakteristischen Kerne, wie das Epithel der jüngsten Eianlage. Diese Einschnürung wird durch ringförmige Muskeln bewirkt. Dadurch »wird eine Art Sphincter gebildet, der nur, wenn ein stärkerer Druck von oben stattfindet, das unterste Ei aus der Eiröhre in den Eierkelch gelangen läßt« (Stein 1847, S. 43).

Das Epithel des Eierkelches besteht aus hohen cylindrischen Zellen, die im Eileiter annähernd kubisch werden. Man unterscheidet an diesen beiden Teilen des Geschlechtsapparates eine Ringmuskulatur, eine Längsmuskulatur, Membrana propria und Epithel. Es bietet sich hier ein Bild, das dem des Vas deferens sehr ähnlich ist: das Epithel secerniert sehr stark und ebenso streifig wie die Zellen des Vas deferens. Der Eiergang und der Eierkelch sind meist mit Spermatozoen angefüllt, die in diesem Secrete gleichsam schwimmen — sie kommen dem Ei entgegen, und jedenfalls findet seine Befruchtung im Eierkelch statt.

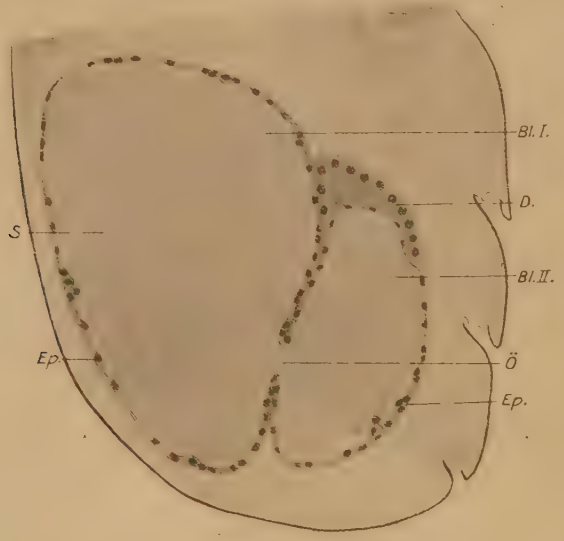
Die beiden Eiergänge vereinigen sich zu einem kurzen Eileiter, der sich histologisch nicht von jenen unterscheidet.

Von der Scheide und ihrer Ausbuchtung, der Bursa copulatrix, die sich in ihrer chitinigen Auskleidung völlig dem männlichen Begattungsorgan anpassen, ist hier nichts weiter zu sagen, da ihnen jegliche drüsige Funktion fehlt.

Auch dem Receptaculum seminis, das als Anhangsorgan zu erwähnen ist, kommen keine secernierenden Zellen zu; für gewöhnlich hat es eine kugelige Gestalt, ist aber bisweilen durch ungleiche Zusammenziehung seiner sehr kräftigen Muscularis in seiner Gestalt stark verändert.

Auf Schnitten durch ein ♀, ebenso wie bei der Präparation fällt vor allem ein geradezu monströses Gebilde auf, das dem ♂ völlig fehlt. Es besitzt nämlich im Abdomen beiderseits zwei Blasen (Taf. XI[a],

Fig. 11 und Textfig. 33 *Bl.I* und *Bl.II*), von deren Größe die angeführten Abbildungen einen Begriff geben mögen. Sie sind angefüllt mit einer rotbraunen Flüssigkeit, die ein größeres specifisches Gewicht hat, als physiologische Kochsalzlösung. Die größere Blase öffnet sich in die kleinere (Textfig. 33 *Ö*), und diese wieder hat einen Ausführkanal (Taf. XI[a], Fig. 11 *A G*) nach der Cloake. Bei der Präparation findet man auf beiden Blasen eine Kappe, die sich deutlich abhebt und wie ein feines Netzwerk erscheint. Die Textfig. 33 zeigt einen Schnitt, der durch die Kappe der kleineren Blase (*Bl.II*) geführt ist, und man erkennt, daß



Textfig. 33.

Längsschnitt durch die beiden großen Blasen im Abdomen des ♀.

sie aus lauter einzelligen, kleinen Drüsen (*D*) besteht, die eng aneinander gedrängt sind. In jeder liegt der Zellkern am distalen Ende und ein centrales Bläschen (Taf. XI[a], Fig. 12 *Sk*), in dem sich das Secret sammelt, das von einem überaus feinen Ausführkanälchen (*A G*) ausgeführt wird und sich in den großen Hohlraum der Blase ergießt. Dieser wird von einem sehr flachen Epithel (*ep*) begrenzt und ist mit einer zarten Chitinmembran (Taf. XI[a], Fig. 12 *I*) ausgekleidet. Muskeln treten an dieses Gebilde nirgends heran. Bei *Pselaphus Heisei* finden sich im Abdomen des Weibchens ganz die gleichen Drüsen, die auch ganz ähnlich auf zwei Blasen verteilt sind, nur daß diese hier nicht kugelig gestaltet sind, sondern schlauchförmig; auch haben sie nicht so gewaltige Ausdehnung, wie bei *Claviger testaceus*. Wir müssen also darauf verzichten, dem

Gebilde bei *Claviger* eine Funktion zuzusprechen, die mit seiner Lebensweise zusammenhängen könnte. Da es trotz mannigfaltiger Versuchsanordnung nicht gelungen ist, den Käfer zur Eiablage im künstlichen Nest zu bringen, wir also nichts über das Ei selbst auszusagen vermögen, so können wir nur vermuten, daß die Drüsen eine Substanz produzieren, in die das Ei bei der Ablage eingebettet wird. Vielleicht werden auch mehrere zu einem Bündel vereinigt. Dadurch, daß das Chorion des Eies sehr zart ist, wie schon oben bemerkt wurde, also eines besonderen Schutzes bedürftig ist, gewinnt die Vermutung an Wahrscheinlichkeit.

Auch über die Funktion andrer Drüsen am weiblichen Geschlechtsapparat können wir keine bestimmte Angabe machen. Rund um die Vagina herum sitzt nämlich ein Kranz von Drüsen (Taf. XI[a], Fig. 11 *D*), die völlig den für das Männchen auf S. 365 beschriebenen gleichen, nur daß sie sich nicht zu einer Traube vereinigen. Bei *Pselaphus Heisei* konnte ich sie nicht nachweisen.

Biologisches.

Sehr interessant sind die Schlüsse, zu denen man gelangt, wenn man die über *Claviger* bekannten biologischen Tatsachen an der Hand der in den vorigen Kapiteln gewonnenen anatomischen Resultate durchgeht.

Wenden wir uns zuerst wieder zu den Drüsen. Der *Claviger* wird von seiner Wirtsameise im Bau geduldet; von ihr ebenso wie die Larven behandelt: gefüttert und im Falle der Gefahr gerettet; er wird aber auch von ihr beleckt. Diese letztere Tatsache veranlaßte Wasmann zu seiner Untersuchung; er vermutete, daß der *Claviger* ein Secret absondert, das der Ameise angenehm ist, fand die Drüsen, die wir (unter a. S. 332) betrachtet haben, und nahm sie sofort als das eigentliche Exsudatgewebe in Anspruch. Wie die vorliegenden Betrachtungen gezeigt haben, liegen die Verhältnisse aber nicht ganz so einfach: es finden sich bei *Claviger* zweierlei Drüsen, die den verwandten Formen gänzlich fehlen (vgl. a. S. 332 und b. S. 336), und außerdem ist bei *Claviger* das Hautdrüsensystem bedeutend stärker ausgebildet als bei jenen. Offenbar kommt ihm eine erhöhte Bedeutung zu, da sich die Hautdrüsen in der Gegend der Exsudattrichome und der Abdominalgrube besonders anhäufen (vgl. c. S. 337).

Nach Wasmanns Ansicht geben die von ihm aufgefundenen Drüsen ein flüchtiges Exsudat, dessen Verdunstung durch die Trichome der Flügeldecken und der Hinterleibsbasis, unter denen sie liegen, befördert

wird. Diese Vermutung wird dadurch vollständig bestätigt, daß sich auch für das Secret der im Kopfe gelegenen Drüsen vom gleichen Typus (vgl. S. 335 und 345) ein Verdunstungsapparat in der Oberlippe findet, die mit vielen Kanälchen überzogen ist, in denen es sich ausbreiten kann. Unwillkürlich drängt sich uns die Frage auf: Was nützt der Ameise ein flüchtiges Exsudat? Was leckt sie denn an dem Käfer, wenn das Secret sofort verdunstet? und die andre Frage: Wird die Ameise den Käfer füttern, wenn sie auf seiner Oberlippe ein wohlschmeckendes Etwas findet? Wird sie dasselbe nicht nur genießen und sich dann entfernen, ohne dem Käfer einen Gegendienst geleistet zu haben?

Man wird vielmehr zu Annahmen wie der folgenden gedrängt: vorausgesetzt — wozu man durch das Vorhandensein der Verdunstungsvorrichtungen völlig berechtigt ist — daß die Drüsen wirklich ein flüchtiges Exsudat geben, so kann man vermuten, daß es dem Käfer einen bestimmten Geruch verleihen wird, und zwar denselben, der von den Ameisen und deren Larven ausgeht: den Geruch der Species. Ihm verdankt es der *Claviger*, daß er im Nest überhaupt geduldet wird. Hätte er ihn nicht, so würden ihn die Ameisen so sicher töten, wie jeden fremden Eindringling. Vor allem aber verschafft der Speciesgeruch dem Tiere die Möglichkeit, sich von den Ameisen füttern zu lassen. Durch trillernde Bewegungen mit den Fühlern fordert er eine ihm begegnende Ameise zur Fütterung auf, genau wie eine der Stammesgenossinnen die andre; diese nähert sich daraufhin dem Munde des Käfers: da ihr von dort aus der Geruch des auf der Oberlippe ausgebreiteten Secrets entgegenströmt, so wird die Täuschung der Ameise vollkommen sein. Sie reagiert, als wenn sie eine hungernde Geschlechtsgenossin oder eine ihrer Larven vor sich hätte und spendet bereitwilligst Futter. Ihr Auge kann sie nicht über den Irrtum aufklären, da sich diese Vorgänge immer im finsteren Nest vollziehen werden.

Mit diesen Ausführungen soll nun keineswegs geleugnet werden, daß der Käfer den Ameisen für diese unfreiwillige Fütterung einen Gegendienst erweist: die Tatsache, daß er beleckt wird, bleibt bestehen, und wir haben ja auch noch zweierlei Drüsen (b und c), für deren Funktion wir eine Erklärung brauchen. Das sind zunächst die unter b. S. 336 geschilderten, die besonders zahlreich unter den Exsudattrichomen sitzen, aber auch über den ganzen übrigen Körper verteilt sind. Die von Wasmann beobachteten »außerhalb zwischen den gelben Borsten tiefschwarz gefärbten Körnchen des fettigen Exsudats« werden das Produkt dieser Zellen sein, das von den Ameisen abgeleckt wird und

ihnen anscheinend einen großen Genuß gewährt. Da eine Ameise einen Käfer, der kurz vorher von einer andern beleckt wurde, sofort wieder freiläßt, so kann man nicht annehmen, daß sie etwa, indem sie an den Trichomen zupft, einen Reiz ausübt, der die Secretquelle fließen läßt; sie muß warten, bis wieder Secret aus der Pore ausgetreten ist. Alle Beobachter sind darin einig, daß der Käfer am ganzen Körper beleckt wird; hiermit stimmt vortrefflich überein, daß die Drüsen b. über den ganzen Körper verteilt sind, während die von WASMANN beobachteten eben nur an den bekannten Stellen münden.

Der Umstand, daß sich diese Drüsen nicht unter der Abdominalgrube finden, sondern daß sich in dieselbe die als Hautdrüsen bezeichneten Drüsen (vgl. c. S. 337) besonders reichlich ergießen und daß auch diese von den Ameisen reichlich beleckt wird, bestimmt mich gemeinsam mit dem Umstand, daß die Drüsen bedeutend mächtiger entwickelt sind als bei *Bryaxis*, anzunehmen, daß sie ebenfalls ein den Ameisen angenehmes Secret liefern, unter Umwandlung ihrer ursprünglichen Funktion, der sie bei *Bryaxis* erhalten sind.

So findet die Beleckung des Käfers ihre Erklärung; es bleibt nur noch der Transport im Falle der Gefahr zu erklären. Stört man eine Ameisenkolonie, so wird man stets bemerken, daß die Tiere vorhandene Nahrungspartikelchen mit demselben Eifer zu retten versuchen wie die junge Brut. Offenbar steht *Claviger* wegen seines Secretes für ihr Interesse auf derselben Stufe wie solche Nahrungsteilchen, und seine Rettung ist vollständig parallel zu setzen der Bergung jener.

Nicht minder interessant sind die Resultate, die sich ergeben, wenn man die Beziehungen zwischen dem Bau der Mundwerkzeuge und des Darmtractus und der Art der Nahrungsaufnahme feststellt.

Nach WASMANN (1889) sind die Clavigeriden »sämtlich echte Gäste, die von den Ameisen gefüttert werden; sie nehmen unter den echten Gästen die höchste Stufe ein, indem sie ausschließlich auf diese Ernährungsweise angewiesen erscheinen«. Doch hat er diese Ansicht wieder aufgegeben, als er den *Claviger testaceus* auf einer weiblichen Larve sitzen sah, an der er fraß, indem er seinen Kopf tief in sie eingebohrt hatte. Der Gedanke, daß der Käfer die Larve selbst angefressen hat, ist um so näher liegend, als nach den übereinstimmenden Berichten der Beobachter sein Lieblingsaufenthalt auf den Larven der Ameisen ist, und daß er wiederum die großen Larven, aus denen sich die Geschlechtstiere entwickeln, den kleineren vorzieht. Die folgende Beobachtung widerspricht dem aber: während 8 Wochen hielt ich 15 *Claviger*, etwa 30 Arbeiterinnen und 15 Larven von *Lasius flavus* in künstlichen Nest

ohne Erde, so daß mir die Beobachtung leicht wurde. Immer hockten die Käfer zwischen den Larven, die ich oftmals durch frische ersetzen mußte, da sie anfingen zusammenzuschrumpfen und endlich ganz vertrockneten. Nie beobachtete ich, daß eine derselben angefressen wurde. Verletzte ich aber eine absichtlich mit der Präpariernadel, so fanden sich die Käfer bald an der Wunde ein und zehrten an ihr, was stets den Tod der Larve zur Folge hatte. Daraus schließe ich, daß der *Claviger* die Larven nicht selbst anschneidet, sondern nur an solchen zehrt, die durch irgendwelchen Zufall bereits eine Verletzung erhalten haben. Warum hält er sich aber stets bei ihnen auf, und was bewirkt das Schrumpfen und den Tod derselben? Die Antwort auf diese Frage ist leicht gegeben: er stiehlt den Larven den Nahrungstropfen, der ihnen von den Ameisen geboten wird, und sie gehen infolge mangelhafter Ernährung zugrunde. So erklärt es sich auch, daß er die großen Larven der Geschlechtstiere besonders bevorzugt: diese werden nämlich reichlicher gefüttert als die Arbeiterlarven, und es hindert uns nichts, anzunehmen, daß sie auch etwas besseres bekommen als jene, was dem Geschmack des Käfers ebenfalls mehr behagt. In meinem kleinen Versuchsnest war diese Leidenschaft des *Claviger* der Brut sehr verderblich, doch ist anzunehmen, daß im Freien, wo die Zahl der Käfer nicht in so grellem Mißverhältnis zu der der Larven steht, ihre Gegenwart keineswegs zur Vernichtung der Brut führen wird — es gibt der Larven so viele, und der Käfer wird bald diese, bald jene bestehlen und den einmaligen Verlust wird sie ohne dauernde Schädigung überstehen können.

Eine treffliche Bestätigung findet diese Vermutung durch den Bau der Mundwerkzeuge des *Claviger*: an den Maxillen fielen uns die großen Haarpinsel an Lacinia und Galea auf, die im Verein mit den Pinseln, die zu beiden Seiten des Endolabiums sitzen, einen Apparat bilden, der vorzüglich zum Auftupfen solcher flüssiger Nahrung geeignet ist. Es ist dem Käfer leicht gemacht, seine Nahrung zu finden, und er braucht sie auch nicht erst auf ihre Güte zu prüfen. Was die Ameisen ihrer Brut bringen, ist sicherlich genießbar, daraufhin wird es von ihnen untersucht; dem Käfer sind darum die Tastorgane der Mundwerkzeuge entbehrlich, und wir verstehen es, daß sein Maxillartaster und der Tastapparat der Unterlippe rückgebildet sind.

Er ist aber nicht vollständig verschwunden, da *Claviger* immer noch selbständig Nahrung aufsucht und frißt, wie zuerst Bargagli und nach diesem Hetschko beobachtete, der *Claviger testaceus* isolierte und 82 Tage lang mit toten Fliegen fütterte, die von ihm stets gern

angenommen wurden. Diese Beobachtung vermochte ich zu bestätigen; ich isolierte den Käfer, ließ ihn 48 Stunden fasten, und legte ihm dann eine Fliege vor, über die er sich alsbald hermachte, denn sein Hunger schien nicht gering zu sein. $1^1/_2$ Stunde danach konservierte ich ihn und fand bei der Untersuchung seinen Darm in voller Tätigkeit, ein Beweis, daß er wirklich an der Fliege gefressen hatte. In der Folge beobachtete ich noch häufig die selbständige Nahrungsaufnahme und machte dabei die Wahrnehmung, daß sich der Käfer mit Vorliebe an solche Partikel heranmachte, die von den Wirtsameisen schon irgendwie angeschnitten oder von mir zerdrückt worden waren. Eine Fliege, die ich ihnen völlig unverletzt vorlegte, fand nicht ihren Beifall — sie konnten vermutlich das dicke Chitin derselben nicht durchbeißen.

Auch diese Beobachtung wurde durch den anatomischen Befund bestätigt. Die Mandibel, die hauptsächlich das Losreißen und Zerkleinern der Nahrung besorgt, ist, wie man sich erinnern wird, nicht mehr so kräftig, wie die der *Bryaxis haematica*, vor allem fehlen ihr die Zähne; sie ist nicht mehr fähig dickes Chitin zu durchdringen, von dem weichen Fleisch der Fliege wird sie aber mit Leichtigkeit noch Stücke abzutrennen vermögen.

Darüber, daß neben dieser selbständigen Nahrungsaufnahme eine Fütterung durch die Ameisen besteht, ist nach den übereinstimmenden Berichten der verschiedenen Forscher kein Zweifel möglich; darauf weist auch die schon mehrfach erwähnte Umbildung der Oberlippe hin. Mir selbst war es nur sehr selten vergönnt, die Fütterung zu bemerken und auch dann dauerte sie stets nur wenige Sekunden. So viel steht wenigstens fest, daß der Käfer keineswegs auf sie angewiesen ist.

Auch der Umstand, daß wir im Verlauf des Darmtractus keine bedeutenden Umbildungen vorfinden, der zuerst etwas überraschend erscheint, weist uns darauf hin, daß die selbständige Nahrungsaufnahme im Leben des Käfers noch eine große Rolle spielt. Wäre der Darm wesentlich umgebildet, befände er sich vielleicht auf einem dem larvalen ähnlichen Stadium, das nur vorpräparierte Speise genießen kann, so wäre er völlig unfähig, die selbständig aufgesuchte und aufgenommene Nahrung sich nutzbar zu machen.

Hauptergebnisse.

1) Die von Wasmann entdeckten Drüsen wurden eingehender untersucht; sie finden sich auch im Kopfe des Käfers, und münden auf der Oberlippe, die zu einem Verdunstungsorgan umgebildet ist. Sie geben ein flüchtiges Exsudat, das dem *Claviger* den Speciesgeruch seiner

Wirtsameise verleiht; ihm verdankt der Käfer die Duldung im Nest und die Fütterung.

2) Neben diesen Drüsen besitzt *Claviger* noch andre, die ebenso wie jene den nahe verwandten, nicht myrmecophilen Pselaphiden fehlen (Myrmecophilendrüse II).

3) Die Hautdrüsen sind bei *Claviger* bedeutend stärker entwickelt als bei den Pselaphiden (Myrmecophilendrüse III).

4) Die Myrmecophilendrüsen II und III geben das Secret, das von den Ameisen abgeleckt wird. Weil der Käfer den Ameisen ein Genußmittel bietet, wird er von ihnen im Falle der Gefahr gerettet.

5) Die Mundwerkzeuge sind umgebildet. Dem Käfer ist die Nahrungsaufnahme erleichtert: da er den Larven den flüssigen Nahrungstropfen wegstiehlt, sind ihm Pinsel verliehen, mit denen er diesen leichter auftupfen kann; er hat es nicht nötig, dickes Chitin zu durchschneiden, was sich in einer Vereinfachung der Mandibel ausspricht.

6) Neben der Fütterung durch die Ameisen spielt die selbständige Nahrungsaufnahme im Leben des *Claviger* noch eine so bedeutende Rolle, daß der Darm nicht umgebildet ist.

7) Die secernierenden Zellen des Mitteldarmes werden nach und nach abgestoßen und durch neue ersetzt. Zu gewissen Zeiten erfolgt neben dieser allmählichen Abstoßung eine solche sämtlicher secernierender Zellen, die vielleicht durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird.

8) Der ♂ und ♀ Geschlechtsapparat wurde untersucht und an demselben neue Drüsen, sowie interessante Drüsendetails konstatiert.

Leipzig, im Juli 1909.

Literatur.

1890. G. Adlerz, Om digestionssecretionen jemte några dermed sammanhängande fenomen hos insekter och myriopoder. Bih. Svenska Akad. Handl. XVI. Bd.

1885. H. Beauregard, Recherches sur les Insectes vésicants 1. Partie: Anatomie. Journ. Anat. Phys. Paris. 21. Année.

1890. — Les Insectes vésicants; Cap. V. Appareil de la génération. Paris.

1882. Bertkau, Über den Stinkapparat von Lacon murinus. Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XLVIII.

1893. Bizzozero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magen-Darmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat. XLII.

1891. H. Borgert. Die Hautdrüsen der Tracheaten; Inaugural-Diss. Jena.
1899. G. Brandes, Über Duftapparate bei Käfern. Zeitschr. f. Naturw. Stuttgart.
1832. Burmeister,, Handbuch der Entomologie I. Berlin.
1887. C. Claus, Über Apseudes Latreilli Edw. und die Tanaiden II. Wien.
1885. Fr. Dahl, Die Fußdrüsen der Insekten. Arch. f. Mikr. Anat. XXV.
1902. P. Deegener. Anmerkung zum Bau der Regenerationscrypten des Mitteldarmes von Hydrophilus. Zool. Anz. XXV.
1904. — Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb. XX.
1899. Fr. Dierckx S. J.. Etude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. La Cellule XVI.
1825. L. Dufour, Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Ann. d. sc. nat. T. V.
1894a. K. Escherich. Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVII.
1894b. — Beiträge zur Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta Fab. Verhdl. der K. K. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien.
1899. — Zur Anatomie u. Biologie v. Paussus turcicus. Zool. Jahrb. XII. System.
1887. Faussek. Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschrift f. wiss. Zool. XLV.
1890. H. J. Fernald, Rectal glands in Coleoptera. Amer. Nat. XXIV.
1909. H. H. Freiling, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von Danais und Euploea. Zeitschrift f. wiss. Zool. XCII.
1886. J. Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. XXVI.
1895. Ganglbaur, Die Käfer Mitteleuropas. II.
1890. A. van Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. 1. Partie. Étude du revêtement l'épithélial et recherches sur la sécrétion. La Cellule T. VI.
1889. G. Gilson, Les glandes oborifères du Blaps mortisaga. La Cellule T. V.
1903. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie und Ontog. XVIII.
1896. A. Hetschko, Zur Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Berlin. Ent. Nachr. XLI.
1876. L. von Heyden, Die Käfer von Nassau und Frankfurt. Jahrbücher d. Nass. Vereins f. Naturkunde. XXIX u. XXX.
1909. v. Heyden, Lebensweise von Claviger Montandoni Raffray u. Ceutorrhynchus Korbi Schultze in Rumänien. Entom. Blätter. V.
1899. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Eine kritische Zusammenstellung der wesentlichsten Forschungsergebnisse auf anatomischem und embryologischem Gebiete. Zool. Centralbl. VI.
1902. K. G. Illig, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica. XV. Heft 38.
1907. Ch. Janet, Anatomie du Corselet et Hisotlyse des Muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (Lasius niger). Limoges.

1895. Max H. E. Kluge, Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica- Inaug.-Diss. Leipzig.
1907. Anton Köhler, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXXXVII.
1893. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.
1887. E. Korschelt, Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. d. Naturf. LI.
1900. G. A. Koschevnikov, Über den Fettkörper und die Önocyten der Honigbiene (Apis mellifera L.). Vorl. Mitt. Zool. Anz. XXIII.
1891. — Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. Zool. Anz.
1868. Ch. Lespès, Note sur les mœurs de divers Claviger, Ann. Soc. Ent. Fr.
1855. F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Physiol.
1857. — Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M.
1859. — Zur Anatomie der Insekten. Arch. f. Anat. und Physiol. v. Reichert und Du Bois-Reymond.
1867. — Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta. Leop. Carol. T. XXXIII.
1886. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. IX.
1902. M. Gräfin v. Linden, Hautsinnesorgane auf der Puppenhülle von Schmetterlingen. Verhdl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft.
1887. J. List, Orthezia cataphracta Shaw. Eine Monographie. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV.
1889. Edw. A. Minchin, Note on an new organ and on the structure of the hypodermis in Periplaneta orientalis. Quarterly Journal of micr. Science. II. Series XXIX.
1890. Mingazzini, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofage. Mitt. d. zool. Station z. Neapel IX.
1897. A. Möbusz, Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Berlin.
1818. J. P. W. Müller, Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger. Germars Mag. d. Entomologie. III. Bd.
1884. J. A. Palmén, Über paarige Ausführgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine morphologische Untersuchung. Helsingfors.
1900. Alex. Petrunkewitsch, Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. XIII.
1790. Preyssler, Verzeichnis böhmischer Insekten. Prag.
1888. O. vom Rath, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVI.
1894. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau-Chromsilbermethode. Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg IX.
1896. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXI.
1858. Redtenbacher, Fauna austriaca II. Aufl. Wien.
1896. C. Rengel, Über die Veränderung des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metarmorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII.

1898. C. Rengel, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Zeitschrift f. wiss. Zool. LXIII.
1883. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und der Speicheldrüsen der Bienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVIII.
1908. H. Schmitz S. J., Claviger longicornis Müll., sein Verhältnis zu Lasius umbratus und seine internationalen Beziehungen zu andern Ameisenarten. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie.
1890. Ant. Schneider, Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. (Schneiders) Zool. Beiträge. II. Bd.
1902. K. C. Schneider, Lehrb. der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1902. W. Sedlaczek, Über den Darmkanal der Scolytiden. Zentralbl. f. das gesamte Forstwesen. Wien.
1847. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten in Monographien bearbeitet. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin.
1828. F. W. L. Suckow, Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. II.
1886. Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers Hydrophilus piceus L. Természetrajzi Füzetek. Vol. X.
1893. C. Verhoeff, Vergleichende Untersuchung über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleopteren. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. Deutsche Ent. Zeitschr.
1887. E. Wasmann, Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. Deutsche Ent. Zeitschrift.
1889. — Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centralbl. IX.
1891. — Eine neue Clavigeride aus Madagaskar. Stettin. Entom. Zeitschr. LII.
1893a. — Tabelle der Clavigeridengattungen. Deutsche Entom. Zeitschr.
1893b. — Neue Myrmecophilen. (Staphylinidae, Clavigeridae). Ebenda.
1894. — Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin.
1903. — Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengästen. Biol. Centralbl.
1882. H. Ritter von Wielowiejski, Studien über die Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool.
1886. — Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anzeiger.
1887. — Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLV.
1889. — Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz. XII.
1906. — Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. aus d. Zool. Inst. Wien und Triest XVI.
1903. Packard, A text-book of Entomology, New-York.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung (siehe auch die Erklärungen im Text).

A G, Ausführgang;
Bl.I, Secretsammelblase I;
Bl.II, Secretsammelblase II;
Bst., Basalstück;
Ch.B., Chitinborsten;
Co, Colon;
cr, Cribellum;
cu, Cuticula;
D, einzellige Drüse;
D', einzellige Drüse an der Grenze von Colon und Cloake;
DII, Myrmekophilendrüse II;
DIII, Myrmekophilendrüse III;
de, Ductus ejaculatorius;
Dk, Drüsenkern;
E, Ectadenie;
EF, Endfaden;
EK, Endkammer:
Endl., Zunge;
ep, Epithel;
Eph, Epipharynx;
Ep.K., Epithelkern;
Est, Endstück;
ga, Galea;
HB., Basis einer Borste;
I, Intima;
im, innere Muskulatur (Darm);
K, Kern der Mitteldarmzellen;
K', Kern der Mitteldarmzellen degeneriert;
K.A.G., Kern des Ausführganges;
K.M., Kern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Drüse;
Kr, Cribellum;
labi, Labium;
labr, Labrum;
lac, Lacinia;
lm, Längsmuskulatur;
M, Mesadenie;
m, Austrittsstelle eines Sammelkanälchens;
max., Maxille;
md, Mandibel;
Mes, Mesenteron;
M.G., Malpighische Gefäße;
Mit, Mitotische Figur;
m.p., Membrana propria;
Musc., Muscularis;
Nv, Nerv;
N.Z., Nährzellen;
Oe, Öffnung der beiden großen Blasen beim ♀ gegen einander;
Oes, Oesophagus;
P', degeneriertes Protoplasma;
palp, Maxillartaster;
Par, Parameren;
plpgr, Palpiger;
Prov., Proventriculus;
Re, Rectum;
RH., Regenerationsherd;
rm, Ringmuskel;
R.S., im Darm zurückgebliebenes Secret;
S, Secret;
S.D., Schmierdrüse;
Sk, Sammelkanal;
Sp, Spermatozoen;
S.S., Stäbchensaum;
St.F., Stäbchensaum im Secrettropfen;
stip, Stipes;
S.Z., Sinneszapfen;
T, Hoden;
Tr, Tropfen des Darmsecretes;
Tri, Exsudattrichom;
vd, Vas deferens;
vs, Vesicula seminalis;
W.*D.*, Myrmekophilendrüse I (Wasmannsche Drüse);
Z.D., Zungendrüse.

Tafel XI.

Fig. 1. Seitlicher Längsschnitt durch Kopf u. Mundwerkzeuge; etwa 100 : 1.

Fig. 2. Das große Rückensegment: links die Exsudattrichome, rechts die Lage der Wasmannschen Drüsen; in und um die Abdominalgrube herumliegend die Mündungen der Myrmekophilendrüse III, an einzelnen Borsten die der Myrmekophilendrüse II; etwa 50 : 1.

Fig. 3. Myrmekophilendrüse II; etwa 500 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch das äußerste Fühlerglied mit den Myrmekophilendrüsen II und III; etwa 100 : 1.

Fig. 5. Myrmekophilendrüse III; etwa 500 : 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch die große Ectadenie; etwa 500 : 1.

Fig. 7. Detail aus der großen Ectadenie; etwa 800 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Vas deferens; etwa 230 : 1.

Fig. 9. Detail aus dem Vas deferens; etwa 800 : 1.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Drüsen, die in den Präputialsack münden; etwa 500 : 1.

Tafel XI[a].

Fig. 11. ♀ Geschlechtsapparat präpariert.

Fig. 12. Drüsendetail von der großen Blase am ♀ Geschlechtsapparat; etwa 800 : 1.

Fig. 13–17. Reihenfolge, in der der Aufbau der abgestoßenen Mitteldarmzellen erfolgt; etwa 500 : 1.

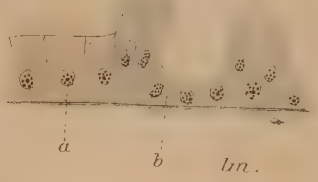
Lebenslauf.

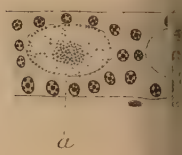
Der Verfasser dieser Arbeit, Erich Krüger, wurde am 28. April 1885 in Dippoldiswalde als Sohn des Oberlehrers Paul Alfred Krüger und seiner Frau Sophie geb. Karsch geboren und wurde in evang. luth. Konfession getauft und konfirmiert. Die erste Vorbildung erhielt er auf der Volksschule seiner Heimatstadt und besuchte dann das Gymnasium Albertinum zu Freiberg i. S., das er Ostern 1905 mit dem Reifezeugnis verließ, um sich in Leipzig dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Seine akademischen Lehrer waren die Herren: Beckmann, Chun, Correns, Credner, Fischer, Hantzsch, Jungmann, Köster, Liebmann, Marshall, Miehe, Pfeffer, Rabl, Simroth, zur Strassen, Volkelt, Wagner, Wiener, Woltereck, Wundt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

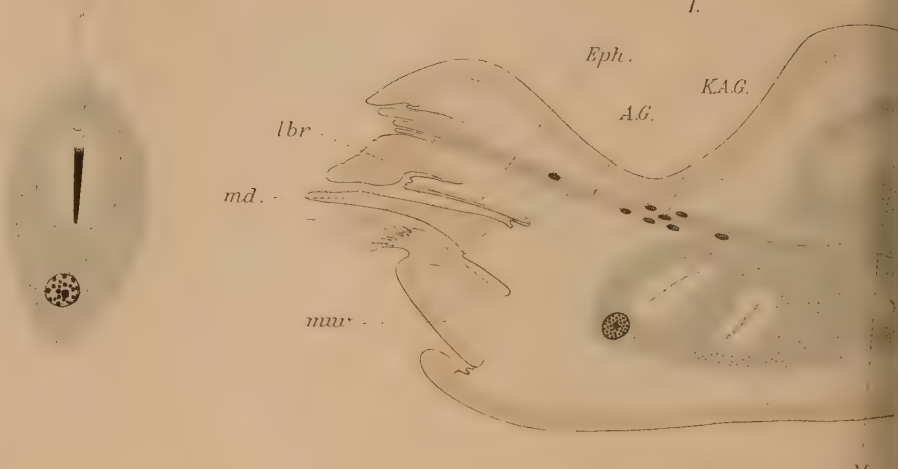
9.

5.



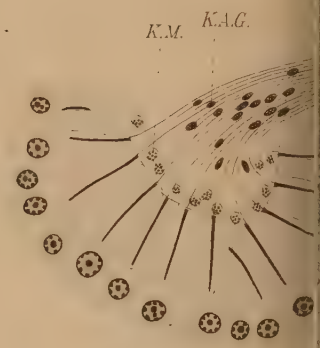


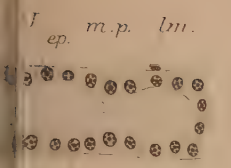
1.



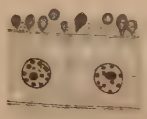
3.

10.

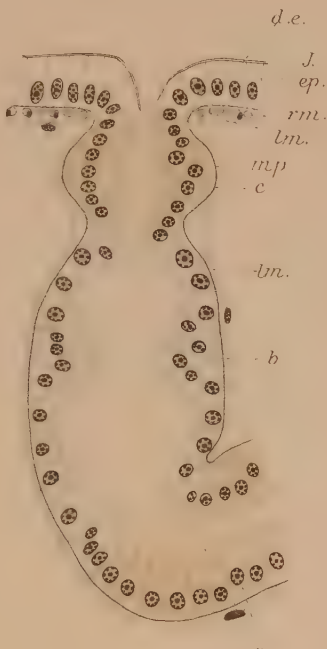


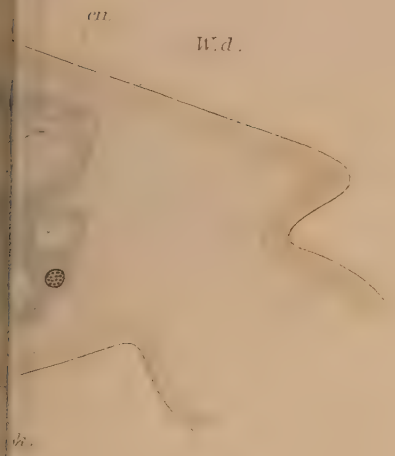

ep.
m.p.
lm.
c

7.


J.
ep.
m.p.
lm.

8.


d.e.
J.
ep.
rm.
lm.
m.p.
c
lm.
b
a


cu
W.d.

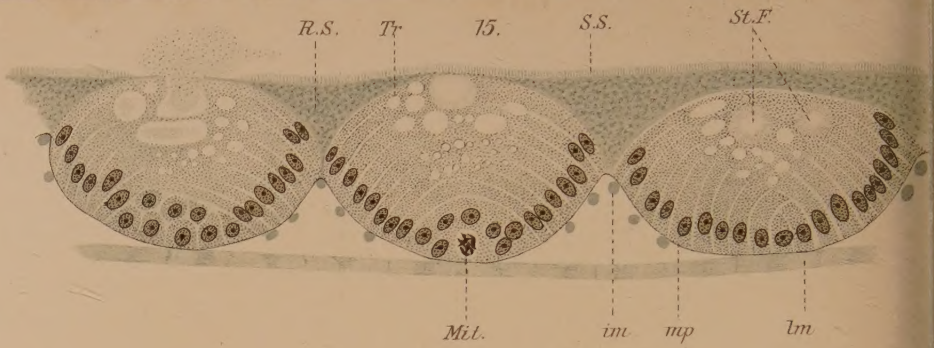
4.

S.Z.
Tr.
DIII.
DII.

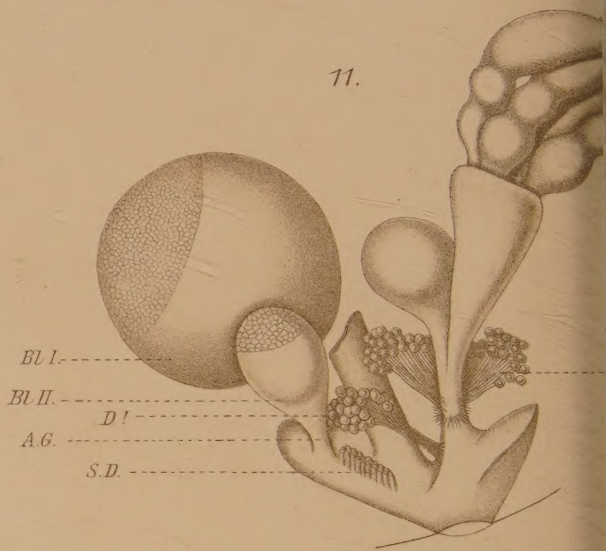
2.

W.D.a.
Kr.
DIII

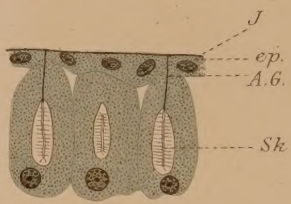
15.



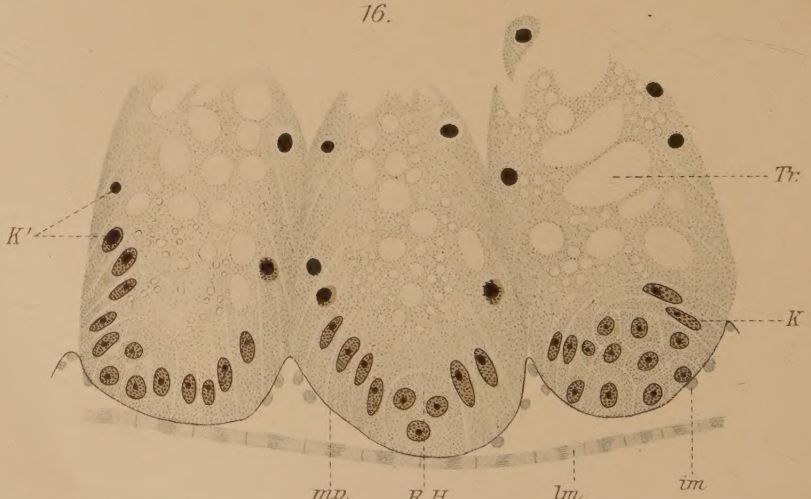
11.



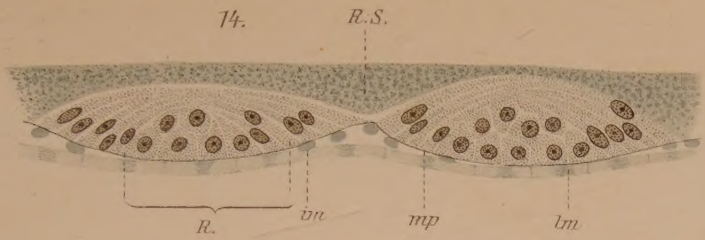
12.



16.

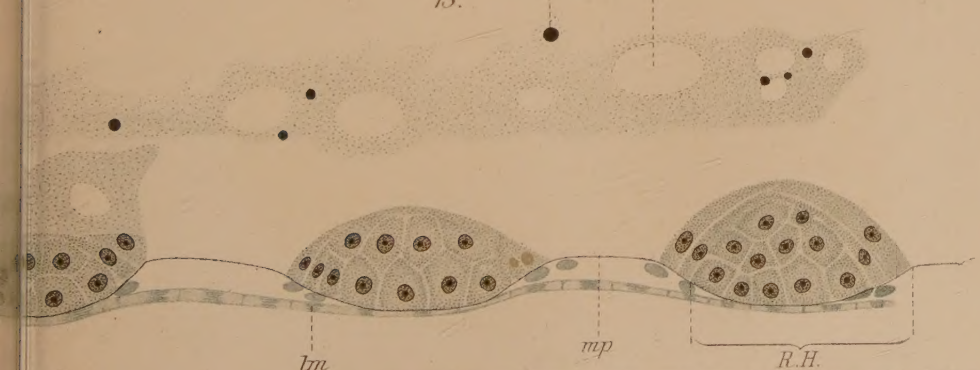


14.



17.

13.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

ann in Leipzig.